

ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

171

# EXPOSÉS DE BIOLOGIE

(EMBRYOLOGIE et HISTOGENÈSE)

Publiés sous la direction de

**E. FAURÉ-FREMIET**

Professeur au Collège de France

## III

### LES CONSTITUANTS MORPHOLOGIQUES DU CYTOPLASME

### LE SYSTÈME VACUOLAIRE OU VACUOME

PAR

**A. GUILLIERMOND**

Professeur à la Sorbonne

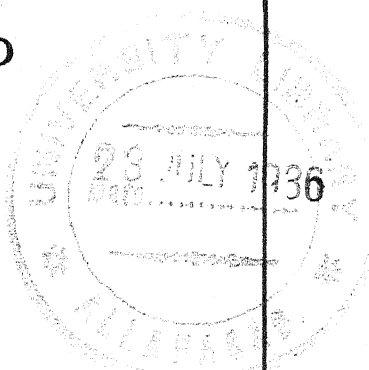


PARIS

**HERMANN & C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS**

6, Rue de la Sorbonne, 6

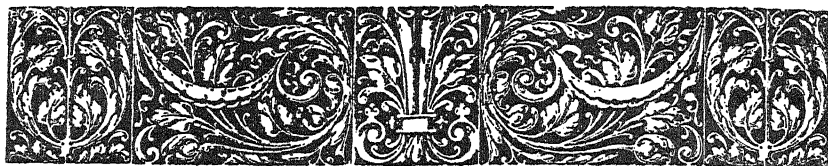
—  
1934



7148

Tous droits de traduction, de reproduction et d'adaptation  
réservés pour tous pays.

COPYRIGHT 1934 BY LIBRAIRIE SCIENTIFIQUE HERMANN ET C<sup>ie</sup>,  
PARIS.



## INTRODUCTION

---

**D**ANS un livre antérieur, nous avons exposé la notion aujourd'hui classique du chondriome. A côté des chondriosomes, on rencontre également dans le cytoplasme des inclusions désignées sous le nom de vacuoles. L'existence des vacuoles, depuis très longtemps connue dans les cellules végétales, a servi de point de départ aux beaux travaux de Hugo de VRIES sur les phénomènes osmotiques des cellules. Toutefois, l'origine des vacuoles resta pendant longtemps obscure et ce n'est que dans ces dernières années que l'on a pu étudier d'une manière précise leur évolution. Des travaux relativement récents ont démontré que les vacuoles sont douées d'une forte électivité pour les colorants qui semble due à la présence de substances colloïdales en pseudo-solution dans leur suc. Grâce à l'emploi des colorants vitaux, il a donc été possible de suivre l'origine et l'évolution de ces éléments ; on a pu ainsi prouver que les vacuoles se rencontrent dans toutes les cellules et à tous les stades de leur développement, mais présentent à certaines phases, notamment dans les cellules embryonnaires, des aspects très particuliers et inconnus jusqu'alors, caractérisés par de minuscules vacuoles à contenu colloïdal très concentré, de consistance semi-fluide, présentant, sans doute en raison de leur état physique, des formes parfois très semblables à celles des chondriosomes avec lesquels elles ont été confondues par certains auteurs.

L'application des mêmes méthodes de coloration vitale en cytologie animale a permis ensuite de mettre en évidence la présence

à peu près constante de vacuoles dans les cellules animales où l'on ignorait leur existence.

Ces travaux ont jeté une vive lumière dans la connaissance de la structure de la cellule végétale et ont permis de mieux comprendre les phénomènes de la sécrétion. Ils ont orienté, en outre, la cytologie dans une voie nouvelle, en montrant que les formations connues dans les cellules animales sous les noms d'appareils de Golgi et de Holmgren paraissent correspondre, en partie tout au moins, à certains aspects des vacuoles.

Nous avons donc cru utile d'exposer dans ce volume les connaissances nouvellement acquises sur ce que l'on a désigné sous le nom de *système vacuolaire* ou *vacuome*, c'est-à-dire sur le système formé par l'ensemble des vacuoles d'une même cellule aux diverses phases de son évolution. Ces connaissances compléteront les données que nous avons exposées sur le chondriome dans notre précédent ouvrage et permettront au lecteur de se faire une idée plus précise de la structure du cytoplasme que nous résumerons dans un dernier chapitre.





# I

## LE SYSTÈME VACUOLAIRE OU VACUOME

---

### LES VACUOLES DES CELLULES VÉGÉTALES.

La plupart des cellules végétales adultes renferment une grosse vacuole qui est le lieu d'accumulation d'un grand nombre de produits du métabolisme, produits de réserve ou de déchet.

On sait depuis longtemps que les vacuoles apparaissent dans les jeunes cellules au nombre de plusieurs petites vacuoles disséminées dans le cytoplasme ; celles-ci grossissent, puis se fusionnent les unes aux autres, pour ne plus constituer, dans les cellules adultes, qu'une unique vacuole, énorme, occupant presque toute la cellule ; le noyau se trouve alors repoussé à la périphérie de la cellule et le cytoplasme réduit à une mince couche pariétale.

L'opinion ancienne était que les vacuoles faisaient défaut dans les cellules embryonnaires et que celles-ci se formaient *de novo*, au cours de la différenciation cellulaire (SACHS).

Les beaux travaux du botaniste hollandais Hugo de VRIES ont fait ressortir le rôle essentiel des vacuoles dans les phénomènes osmotiques de la cellule. Ils ont amené à considérer celles-ci comme des individualités permanentes de la cellule, renfermant une solution aqueuse de substances cristalloïdes, entourées par une membrane hémiperméable et qui joueraient le rôle de petits osmomètres. Selon de VRIES, la membrane vacuolaire, de nature protéique, que ce savant désigne sous le nom de *tonoplasme*, serait douée de la fonction sécrétrice et c'est elle qui sécréterait les substances très variées qui se trouvent dans le suc vacuolaire.

Un élève de de VRIES, WENT, a constaté, d'autre part, dans les cellules embryonnaires, l'existence de petites vacuoles se multipliant par étranglement, ce qui semblerait prouver que les vacuoles

ne naissent pas *de novo*, mais conservent leur individualité au cours du développement et résultent toujours de la division de vacuoles préexistantes. Ces faits ont conduit de VRIES à rapprocher les vacuoles des plastes, à les regarder comme des sortes de plastes liquides qu'il a désigné sous le nom de *tonoplastes*. Cette conception a été admise par VAN TIEGHEM qui a substitué le terme d'*hydroleucites* à celui de *tonoplastes*.

Mais cette théorie n'était pas appuyée sur des bases solides, car il n'a jamais été possible de mettre en évidence la membrane vacuolaire au moyen des colorants et, d'autre part, il est difficile d'observer les vacuoles dans les cellules embryonnaires et par conséquent de démontrer qu'elles ne se forment pas *de novo*. Aussi, la théorie de de VRIES et de WENT fût elle contestée par la majorité des botanistes et entre autres par PFEFFER et de NEMEC qui montrèrent que l'on pouvait obtenir expérimentalement la formation *de novo* des vacuoles.

La question de l'origine des vacuoles est restée en suspens pendant très longtemps parce que, ni l'observation vitale, ni les coupes fixées et colorées ne permettent, en général, de suivre l'évolution de ces éléments. Elle n'a fait de rapides progrès que dans ces dernières années grâce à l'emploi des colorants vitaux.

#### PRÉSENCE DE SUBSTANCES COLLOÏDALES DANS LE SUC VACUOLAIRE ET COLORATION VITALE DES VACUOLES.

On sait depuis longtemps qu'il existe des colorants dits vitaux (bleus de méthylène, de crésyle, de toluidine, de Nil, rouge neutre) qui ont la propriété de pénétrer dans les cellules vivantes et de colorer certaines enclaves du cytoplasme. Cette propriété a été mise en évidence par PFEFFER (1886) qui a montré que le bleu de méthylène, employé à une concentration de 1 %, pénètre dans les cellules de diverses plantes (*Azolla*, *Spirogyra*, *Lemna*), mais s'accumule exclusivement dans la vacuole et ne colore pas le protoplasme. Le bleu de méthylène détermine la production, dans la vacuole, de précipités bleus foncés, résultant de la floculation des tanins contenus dans le suc vacuolaire par formation d'un complexe d'adsorption de ceux-ci avec le colorant. PFEFFER a insisté sur la remarquable propriété qu'ont les vacuoles d'accumuler le bleu de méthylène et de prendre très rapidement une coloration beaucoup plus

intense que celle de la solution du colorant elle-même : le colorant devient donc plus concentré dans la vacuole que dans la solution.

Cette propriété du bleu de méthylène et d'autres colorants, te le rouge neutre, de pénétrer dans les cellules vivantes et de s'y accumuler dans les vacuoles, a été constatée ensuite par de nombreux auteurs. Dans nos recherches sur les Levures (1901-1902), nous avons démontré nous-mêmes que les vacuoles renferment des granulations animées de mouvements browniens qui ont la propriété de se colorer instantanément par le bleu de crésyle et le rouge neutre (fig. 1). Ces corpuscules peuvent être facilement fixés

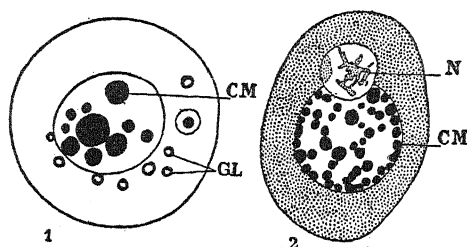


FIG. 1. — *Saccharomyces cerevisiae* : 1, cellule colorée vitalement par le rouge neutre ; on y voit une grosse vacuole dans laquelle le colorant a déterminé la précipitation de la métachromatine contenue en solution dans le suc vacuolaire, sous forme de corpuscules fortement colorés (CM) et, à côté, une petite vacuole renfermant un seul corpuscule ; autour de la vacuole se trouvent des granulations lipidiques très réfringentes (GL) ; 2, cellule fixée par le formol et colorée par l'hématéine : on y voit le noyau (N) et la vacuole dans laquelle la métachromatine contenue en solution dans le suc vacuolaire s'est précipitée sous forme de nombreux corpuscules colorés en rouge.

par l'alcool et le formol et prennent ensuite avec avidité les colorants basiques, bleus ou violets d'aniline et l'hématéine qui leur confèrent une teinte rouge, ce qui nous a permis de les identifier aux *corpuscules métachromatiques* signalés pour la première fois dans les Bactéries par BABÈS. Nous avons montré également, dans des recherches ultérieures (1908), que les vacuoles résultant de l'hydratation des grains d'aleurone accumulent le rouge neutre qui détermine la flocculation des protéines qu'elles renferment (fig. 2). Mais ce ne sont là que des observations isolées et il appartenait à P. A. DANGEARD d'établir que le pouvoir d'accumuler les colorants vitaux est une propriété générale des vacuoles.

Reprenant nos travaux sur les corpuscules métachromatiques dans les Champignons et les Algues, ce savant a démontré que ces

corps ne sont qu'exceptionnellement visibles sur le vivant et que, lorsqu'ils le sont, ils apparaissent toujours en plus petit nombre que ceux que l'on obtient par coloration vitale ou après fixation ; ces corps sont donc le plus souvent le résultat de la floculation, sous l'action des colorants vitaux et des fixateurs, d'une substance se trouvant normalement à l'état de solution colloïdale dans le suc vacuolaire et à laquelle DANGEARD a conservé le nom de *métachromatine* que nous avons proposé pour désigner la substance qui cons-

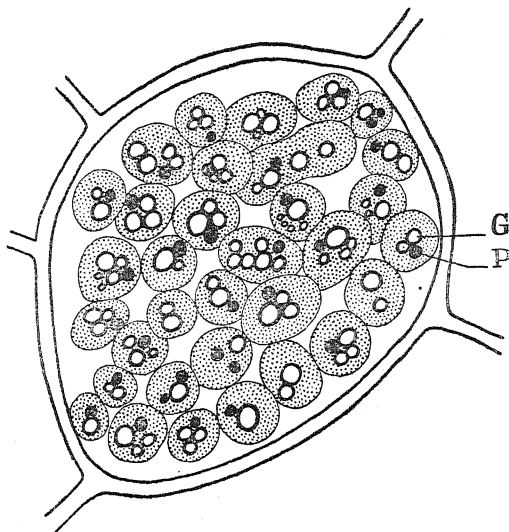


FIG. 2. — Cellule de l'assise à aleurone d'un grain de Maïs, au début de la germination, colorée vitalement par le rouge neutre. Les grains d'aleurone sont transformés en vacuoles dont le suc offre une teinte diffuse et dans lesquelles se trouve un ou plusieurs corpuscules protéiques plus fortement colorés (P) et un ou plusieurs globoïdes (G) incolores.

titue les corpuscules métachromatiques (*volutine* de Arthur MEYER).

P. A. DANGEARD eut l'idée d'essayer l'action des colorants vitaux, entre autres du bleu de crésyle, sur un très grand nombre de cellules appartenant aux Végétaux les plus divers ; partout il constata l'existence d'une substance colloïdale en solution dans le suc vacuolaire et possédant un fort pouvoir électif pour les colorants vitaux qui la précipitent sous forme de corpuscules animés de mouvements browniens et qu'il assimila à la métachromatine des Champignons. Ce savant arriva ainsi à la conclusion que toutes les vacuoles renferment de la métachromatine, substance spécifique des va-

cuoles et que la coloration vitale constitue, par conséquent, une propriété générale et caractéristique des vacuoles.

Nos recherches ont immédiatement après confirmé une partie des faits observés par P. A. DANGEARD. Nous avons reconnu, en effet, que la métachromatine des Champignons se trouve normalement à l'état de solution colloïdale dans les vacuoles ; les colorants vitaux, et entre autres le rouge neutre, précipitent cette substance de sa solution, sous forme de corpuscules, fortement colorés et animés de mouvements browniens dans le suc vacuolaire qui reste incolore ou prend une teinte diffuse. Nous avons constaté également, dans les cellules végétales les plus diverses, la présence de colloïdes à l'état de solution précipitable par les colorants vitaux. Par contre, comme nous le verrons plus loin, nos recherches ont démontré que les substances colloïdales, contenues dans les vacuoles, sont de nature chimique très diverse et ne présentent pas dans les Végétaux supérieurs, ni même dans beaucoup de Végétaux inférieurs, les propriétés caractéristiques de la métachromatine avec laquelle elles n'ont de commun que le pouvoir de former, avec les colorants vitaux, des complexes d'adsorption.

Il est donc bien établi que le pouvoir électif des vacuoles pour les colorants vitaux est, sauf quelques exceptions dont il sera question plus loin, une propriété générale et caractéristique des vacuoles et que celle-ci est due non à la présence dans les vacuoles d'une substance déterminée correspondant à la métachromatine, mais de substances colloïdales dont la nature peut varier du tout au tout suivant les espèces.

La présence de colloïdes dans les vacuoles a d'ailleurs été confirmée par une autre méthode : c'est ainsi que certains auteurs (WEBER, FREY) ont essayé de déterminer le degré de viscosité du suc vacuolaire en observant la rapidité avec laquelle certains corps solides, contenus dans les vacuoles (cristaux d'oxalate ou de sulfate de calcium), tombent dans le liquide lorsqu'on incline le microscope. FREY a pu montrer, en outre, par cette méthode, que la viscosité du suc vacuolaire des cellules de *Closterium* est, à 18° environ, deux fois plus grande que celle de l'eau. Cette viscosité augmente d'une manière considérable dans les cellules mortes et, en fixant les cellules, il devient impossible d'obtenir la chute des cristaux contenus dans leurs vacuoles, ce qui ne peut s'expliquer que par le fait qu'ils sont englobés par des colloïdes coagulés qui les immobilisent.

## ACTION DES COLORANTS VITAUX SUR LES CELLULES.

## VALEUR DE LA COLORATION VITALE.

La présence presque générale dans les vacuoles de colloïdes doués d'un fort pouvoir électif vis-à-vis des colorants vitaux étant démontrée, il restait à préciser l'action de ces colorants sur les cellules. Les colorants vitaux s'accumulent-ils exclusivement dans les vacuoles ou peuvent-ils colorer d'autres inclusions cytoplasmiques conjointement aux vacuoles, enfin, n'ont-ils pas une action nocive sur les cellules et ne sont-ils pas capables de faire naître des vacuoles artificielles. La question était d'autant plus importante que, comme nous le verrons dans la suite, les vacuoles des cellules embryonnaires se présentent toujours sous forme de minuscules éléments à contenu colloïdal très condensé, qui le plus souvent ne peuvent être décelés qu'à l'aide des colorants vitaux. Nous nous sommes attaché à résoudre la question. Nous avons montré d'abord que les colorants acides ne pénètrent pas dans les cellules végétales, que seuls les colorants basiques produisent des colorations vitales, et qu'il y a lieu de distinguer parmi ceux-ci : 1° des colorants qui, comme le vert Janus et les violets de Dahlia et de méthyle, se fixent ordinairement sur le chondriome et accidentellement sur les vacuoles ; 2° des colorants plus nombreux (rouge neutre, bleus de toluidine, de méthylène, de crésyle et de Nil) qui ne colorent jamais le chondriome et s'accumulent seulement dans les vacuoles. Les premiers sont, extrêmement toxiques et ne produisent que des colorations subléthales. Les seconds, en particulier le rouge neutre, qui est l'un des moins toxiques pour beaucoup de cellules et celui qui pénètre le plus facilement dans celles-ci (GUILLIERMOND), peuvent colorer certaines enclaves lipidiques, parce que solubles dans les lipides, ou certains sphérocristaux de pigments phénoliques (MANGENOT). Mais presque toujours, ils se fixent sur les vacuoles. La coloration qu'ils produisent est donc, sauf de rares exceptions, strictement limitée aux vacuoles dans tous les cas que nous avons observés (Champignons et Phanérogames les plus divers). De plus, elle est essentiellement vitale, car elle ne s'effectue, comme nous allons le voir, que pendant la vie des cellules.

Nous avons cherché à préciser le mécanisme de cette coloration. Les vacuoles, ainsi que nous le montrerons plus loin, se présentent,

selon l'état du développement des cellules, sous deux formes différentes. Elles peuvent être très petites et renfermer des colloïdes à l'état de solution très condensée, ou bien très grosses et formées par une solution colloïdale très diluée. Les colorants vitaux agissent différemment sur ces deux formes de vacuoles.

Ils ne provoquent aucune précipitation dans les petites vacuoles à contenu colloïdal très condensé et leur confèrent une coloration homogène et très accentuée. Ces petites vacuoles ne sont générale-

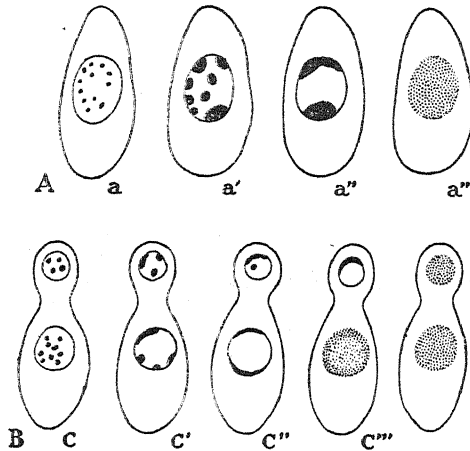


FIG. 3. — A, Une cellule de *Saccharomyces Ludwigii*, colorée vitalement par le rouge neutre et observée pendant les différents stades de la coloration : a, formation de petits précipités fortement colorés et animés de mouvements browniens ; a', les précipités se fusionnent pour former de plus gros corps ; a'', les gros corps ainsi formés s'accroissent contre la paroi de la vacuole ; a''', les précipités se sont dissouts et la vacuole tout entière a pris une teinte diffuse ; B, même phénomène observé dans une autre cellule.

ment pas visibles sans le concours des colorants vitaux. Il y a cependant des cas où elles apparaissent très distinctement grâce aux pigments anthocyaniques qu'elles renferment et auxquels elles doivent une coloration naturelle. C'est le cas des vacuoles des jeunes folioles de Rosier, auxquelles nous ferons allusion plus loin, et qui permet de s'assurer que ces vacuoles présentent exactement les mêmes formes que celles que l'on obtient par le rouge neutre dans les cellules où les vacuoles ne sont pas visibles sans coloration vitale. Il y a même des cas où, grâce à la réfringence très accusée de leur contenu, les petites vacuoles des cellules méristématiques sont

parfaitement visibles sans coloration vitale (racine d'Orge, jeunes feuilles d'*Iris germanica*) et où elles sont colorées sans altération par le rouge neutre. Cela prouve donc que les colorants vitaux n'altèrent pas la forme des vacuoles, à condition toutefois que la coloration ne soit pas trop prolongée, car, au bout d'un certain temps, il peut se produire un gonflement des vacuoles.

Les grosses vacuoles à contenu colloïdal très dilué sont, au contraire, toujours visibles sans coloration et il est facile de suivre sous le microscope la floculation de leur contenu colloïdal. Si l'on examine, par exemple, les cellules d'une Levure, le *Saccharomyces Ludwigi*, qui présente une seule grosse vacuole bien distincte, dans une solution de rouge neutre, on constate la production immédiate, dans les vacuoles, de minuscules granulations fortement colorées et animées de mouvements browniens (fig. 3). Il arrive parfois que ces granulations entraînées contre les parois de la vacuole franchissent celles-ci et viennent se déposer dans le cytoplasme périvacuolaire, phénomène qui se reproduit aussi sous l'influence des fixateurs et peut amener des erreurs d'interprétation (fig. 4). Cette floculation se produit même si l'on emploie une solution de rouge neutre tellement diluée que sa couleur soit à peine discernable. La réaction est donc d'une extrême sensibilité et les colloïdes vacuolaires fixent avec une grande avidité le rouge neutre. Si la solution du colorant est très diluée, le phénomène s'arrête là. Si, au contraire, elle est plus concentrée, on constate que les petites granulations formées dans la vacuole se fusionnent les unes aux autres en un petit nombre de gros globules, souvent un seul (fig. 3). Cette confluence des granulations est souvent précédée d'une phase où celles-ci s'assemblent en chaînettes, en réseaux et en masses muriformes. Très rapidement, les gros globules viennent s'accoler contre la paroi de la vacuole où ils prennent la forme de croissants épousant le contour de la vacuole et faisant souvent hernie dans le cytoplasme. Au bout d'un certain temps, les croissants ainsi formés diminuent de volume, souvent après s'être soudés en un anneau entourant la vacuole, tandis que le suc vacuolaire tout entier prend une teinte diffuse; enfin on les voit s'évanouir et la vacuole apparaît bientôt avec une teinte homogène.

Ces phénomènes se réduisent donc en gros à une floculation des colloïdes vacuolaires suivie, si le colorant est en solution suffisamment concentrée, d'une dissolution des précipités et de la coloration



homogène du suc vacuolaire. Ces phénomènes s'effectuent avec une grande régularité et dans les cellules les plus diverses (fig. 4 et 5) avec quelques variations qui paraissent en relation avec la teneur plus ou moins grande en colloïdes de la vacuole.

On peut rapprocher ces phénomènes de ceux qui ont été décrits

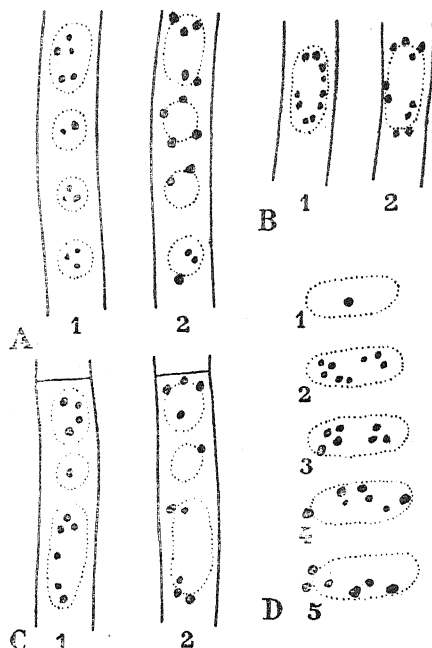


FIG. 4. — A, 1 et 2, Un filament de *Penicillium glaucum* coloré vitalement au rouge neutre, à deux phases de sa coloration ; en 2, les précipités formés sous l'action du rouge neutre dans la vacuole émigrent dans le cytoplasme ; B et C, 1 et 2, Id. ; D. Une vacuole du même Champignon observée au cours de la coloration vitale et montrant les mêmes phénomènes que dans les figures précédentes.

par von MÖLLENDORF dans les cellules animales. En colorant par le rouge neutre les cellules du protonéphros des têtards de Batraciens, ce savant a constaté que les colorants basiques viennent se fixer sur des granula fluides et acides (1) préformés du cytoplasme

(1) On a cherché à évaluer le pH vacuolaire des cellules végétales, soit par extraction du suc de certaines Algues (*Valonia*) dont les articles sont occupés par une énorme vacuole et une quantité négligeable de protoplasme (IRWIN, CROZIER et SCHMIDT), soit enfin en utilisant les pigments anthocyaniques comme indicateurs (HAAS, CROZIER et SCHMIDT) : ceux-ci peuvent être extraits des pétales et, en les mélangeant à des solutions tamponnées

et déterminent la floculation des colloïdes dont ils sont formés, sous forme de petits précipités, puis, si le colorant basique se trouve en excès dans les granula acides, les précipités formés sous l'action du colorant dans ceux-ci finissent par se dissoudre et donner aux granula

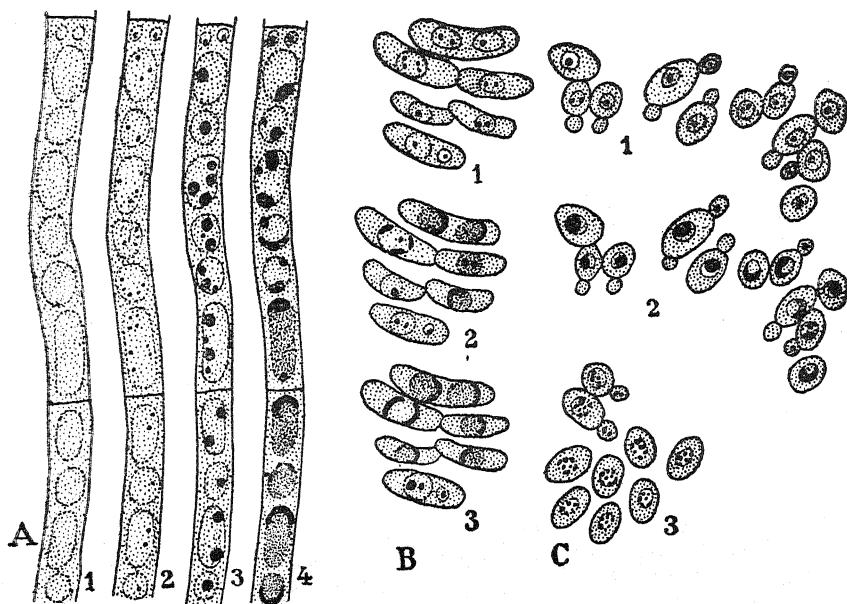


FIG. 5. — A, Un filament de *Penicillium glaucum* observé sous le microscope aux diverses phases de sa coloration vitale par le rouge neutre : 1, avant la coloration ; 2, début de la coloration des vacuoles : formation dans les vacuoles de petits précipités fortement colorés et animés de mouvements browniens ; 3, les précipités se sont fusionnés en corps plus gros ; 4, les gros précipités s'accroissent sur le bord de la vacuole dont le suc prend une teinte diffuse ; B, Un groupe de cellules de *Zygosaccharomyces Chevalieri*, observées sous le microscope pendant la coloration vitale par le rouge neutre : 1, formation dans les vacuoles de petits précipités ; 2 et 3, les précipités sont fusionnés en corps plus gros qui s'accroissent à la paroi de la vacuole, tandis que le suc vacuolaire prend une teinte diffuse ; C, Cellules de *Saccharomyces ellipsoideus* : 1 et 2, cellules observées sous le microscope pendant la coloration vitale par le rouge neutre et montrant les mêmes phénomènes que précédemment ; 3, cellules de la même Levure fixées par le formol et colorées par le bleu de crésyle et montrant, dans leur vacuole, de nombreux corpuscules fortement colorés, qui résultent de la floculation, sous l'action du colorant, de la métachromatine se trouvant en solution colloïdale dans le suc vacuolaire.

et de pH connus, on peut obtenir la gamme entière des teintes habituelles et par conséquent rapporter à un pH déterminé la coloration que ces pétales présentent naturellement. Les résultats obtenus s'étagent entre 3,0 et 8,0, mais il semble que d'une manière générale les vacuoles aient plutôt une réaction acide.

une couleur homogène. Pour expliquer ces phénomènes, von MÖLLENDORF suppose que les colorants basiques pénètrent dans le cytoplasme grâce aux lipoides qu'il renferme et dans lesquels ils sont solubles, puis viennent s'accumuler dans les granula acides préformés. Là, le mélange des deux colloïdes de signe contraire déterminerait la production de précipités, puis, lorsque le colorant basique se trouve en excès sur le colloïde acide, il lui communiquerait sa charge, d'où dissolution des précipités.

Il semble légitime d'appliquer ce raisonnement à la coloration vitale des cellules végétales. Il reste à expliquer la raison pour laquelle le protoplasme reste incolore. On se trouve en présence de deux interprétations. L'une, soutenue par PARAT, admet que les colorants traversent le protoplasme sans le colorer parce que réduits par lui, puis s'accumulent dans les vacuoles, lieu d'oxydation où ils seraient régénérés. Cette explication n'est pas valable pour le rouge neutre dont le potentiel d'oxydoréduction est trop bas pour que cette réduction soit réalisable au niveau d'une cellule vivante. Aussi PARAT admet-il que le colorant traverse le protoplasme en lui communiquant une teinte diffuse, très fugace et à laquelle il donne le nom de coloration diffuse primaire.

L'autre théorie admet que l'absence de coloration visible du protoplasme réside dans le fait que les colorants vitaux, en traversant le protoplasme sans s'y accumuler, ne s'y trouvent pas dans un état de concentration tel qu'une teinte perceptible au microscope y soit réalisée et explique la non colorabilité du protoplasme par le fait que la matière vivante serait dépourvue d'affinités chimiques par saturation réciproque, en raison de la nature d'ampholyte de ses protéines (A. LUMIÈRE, (1) H. DEVAUX).

---

(1) Il importe de remarquer que, d'accord avec tous les cytologistes, ce que nous appelons coloration vitale signifie simplement pénétration des colorants dans la cellule vivante, mais n'implique nullement que le colorant se fixe sur la substance vivante elle-même, bien au contraire, puisque le colorant ne s'accumule que dans le vacuome, c'est-à-dire dans une formation paraplasmique n'appartenant pas au protoplasme lui-même. C'est en donnant à ce mot un sens tout différent que A. LUMIÈRE a pu nier la possibilité de la coloration vitale : ce savant entend par là que le protoplasme, c'est-à-dire la substance vivante, ne se colore pas tant que la cellule est en vie et que la coloration porte exclusivement sur les vacuoles et les particules n'appartenant pas au protoplasme, ce qui, on le voit, est en conformité avec les vues des cytologistes.

Nos recherches ont démontré que la coloration des vacuoles est *essentiellement vitale*. En effet, quoique peu toxique, le rouge neutre à une certaine concentration peut entraîner la mort des cellules ; celle-ci s'annonce par une augmentation de réfringence du cytoplasme et une coloration diffuse de celui-ci, puis, brusquement, on voit la vacuole se décolorer et se contracter, sans doute par désorganisation de sa paroi, tandis que tout le protoplasme prend une teinte rouge foncé. La mort n'est précédée, dans toutes les cellules que nous avons observées, de la formation d'aucune vacuole ou d'aucune granulation artificielle produite par le colorant, contrairement à ce qui paraît se produire dans les cellules animales lorsqu'on emploie le colorant à une trop forte concentration (CHLOPIN). Elle est toujours accompagnée de la décoloration de la vacuole qui n'est donc colorée que dans les cellules en vie. C'est là un fait général qui s'applique à tous les colorants des vacuoles.

D'autre part, les cellules de Levures ayant subi un séjour prolongé dans une solution de rouge neutre, et dont les vacuoles ont accumulé le colorant, ne présentent aucun signe d'altération et sont susceptibles de bourgeonner lorsqu'on les place dans un milieu nutritif. D'ailleurs, en colorant vitalement des Euglènes, il est facile de constater qu'elles continuent à se mouvoir avec leurs vacuoles colorées. Il suit donc de tout ce que nous venons de voir que la coloration vitale des vacuoles constitue un excellent moyen pour s'assurer qu'une cellule est vivante.

Nous avons tenu à pousser plus loin notre démonstration et nous avons réalisé des cultures de *Saprolegnia* sur milieux nutritifs additionnés de 1 à 2 mgr. % de rouge neutre. Le Champignon s'est développé aussi bien que dans les cultures témoins et a parcouru tout son développement, de la germination des zoospores à la formation des zoosporanges. Or, pendant tout son développement, le *Saprolegnia* a présenté une superbe coloration de ses vacuoles. A 5 mgr. % de rouge neutre, la croissance se ralentit très notablement, mais le Champignon continue à vivre jusqu'à supporter une dose relativement considérable de rouge neutre, de 5 à 6 cgr. %. Enfin, avec DUFRENOY et LABROUSSE, nous avons obtenu la germination des graines de Tabacs en cultures pures sur milieux synthétiques additionnés de doses de rouge neutre comprises entre 3 mgr. et 2 cgr. %. L'observation microscopique des plantules a montré que le rouge neutre s'accumule dans les vacuoles de toutes les cel-

lules du méristème. Ces expériences ont établi que la coloration vitale ne peut se produire qu'à un  $pH$  voisin de la neutralité (entre 5,5 et 7,5) et non à un  $pH$  plus acide. Nous avons fait par la suite les mêmes observations pour un *Saprolegnia* dont la coloration n'a pu être obtenue qu'à partir du  $pH$  6,50 environ. Ces faits sont à rapprocher de ceux constatés par IRWIN et PISCHINGER pour la coloration du suc vacuolaire de *Valonia* et des observations plus récentes de BAILEY et ZIRKLE, GÉNAUD, CHADEFAUD, qui ont montré aussi la nécessité d'un  $pH$  voisin de la neutralité pour la coloration vitale des vacuoles.

SKUPIENSKI, de son côté, a obtenu le développement complet d'un Myxomycète, le *Didymium nigripes* en milieu additionné de rouge neutre et la coloration des vacuoles de ce Champignon pendant sa croissance. EICHORN a également constaté que les racines d'*Allium Cepa* croissent parfaitement dans une solution de rouge neutre et que les mitoses s'effectuent normalement.

Enfin, les recherches de AUBEL, AUBERTIN et GENEVOIS et celles de GENEVOIS ont montré également que les colorants vitaux n'entravent pas la croissance des Levures et des Algues et déterminent une augmentation de l'intensité respiratoire, et plus récemment MANGENOT a obtenu la culture de Myxomycètes divers en présence de différents colorants vitaux.

Ainsi, la série de recherches que nous venons de passer en revue nous apporte la preuve expérimentale que les colorants vitaux, en particulier le rouge neutre, sont très peu toxiques, que la coloration qu'ils produisent est, sauf de rares exceptions, limitée aux vacuoles et, qu'en outre, elle ne peut se produire que pendant la vie des cellules.

On conçoit dès lors l'importance de cette précieuse méthode qui permet de suivre, avec une grande précision, l'évolution des vacuoles et a amené aux importantes découvertes que nous allons exposer maintenant.

#### EVOLUTION DU SYSTÈME VACUOLAIRE.

Le point de départ des découvertes a été une observation vitale faite par nous sur le mode de formation du pigment anthocyannique dans les dents des folioles de Rosier. Nous avons remarqué que, dans celles-ci, le pigment commence à se former à partir de l'extré-

mité de la dent : en observant une dent de son extrémité à sa base, on peut donc suivre toutes les phases de la formation de l'anthocyane ; or nous avons constaté que, dans les cellules les plus jeunes, celles de l'extrémité, ce pigment apparaît sous forme de nombreux et minuscules éléments en forme de filaments semblables à des chondriocotes et dont l'ensemble ressemble tout à fait à un chondriome (fig. 6). Dans la région située plus bas, on voit ces éléments

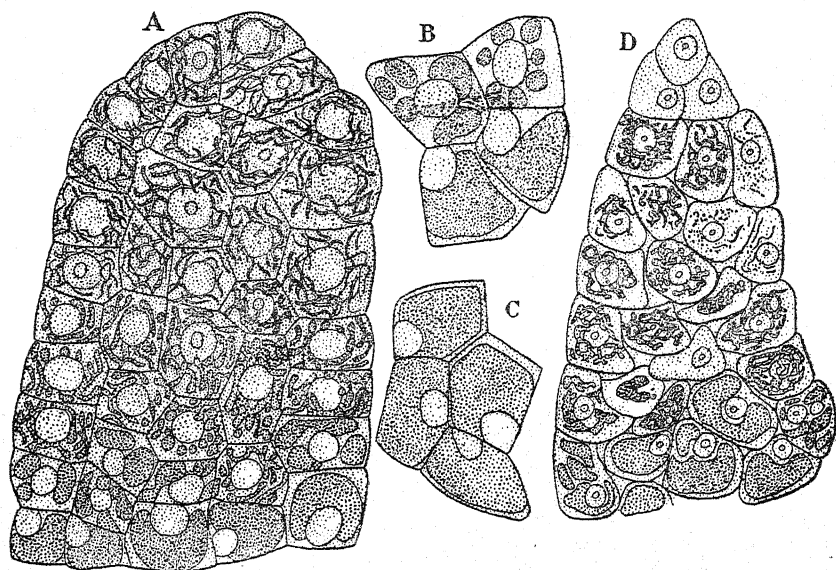


FIG. 6. — A et D, Dents de jeunes folioles de Rosier dans lesquelles on assiste à toute l'évolution du système vacuolaire, grâce à la présence, dans les vacuoles, d'un pigment anthocyannique qui apparaît dès le début ; les vacuoles, d'abord filamenteuses, se gonflent, forment des réseaux et se fusionnent en une seule et très grosse vacuole ; A, d'après nos observations ; D, d'après A. PENSA ; B et C, Cellules de dents à la fin de l'évolution du système vacuolaire, d'après nos observations.

se gonfler et se transformer peu à peu en petites vacuoles qui, par leur fusion, finissent ensuite par constituer une énorme et unique vacuole occupant la majeure partie de la cellule et renfermant le pigment à l'état de solution. En raison de la grande ressemblance des figures initiales de l'apparition de l'anthocyane avec des chondriocotes, nous avons été d'abord amené à admettre que ce pigment prenait naissance dans les éléments du chondriome qui, ensuite, se transformeraient en vacuoles. Cette interprétation était naturelle à un moment où le chondriome n'était pas encore bien

connu et où l'on admettait que la plupart des pigments des cellules animales étaient d'origine mitochondriale.

Cette observation fut aussitôt vérifiée par un certain nombre d'auteurs dont les uns se rangèrent à notre interprétation (F. MOREAU, M. MIRANDE) et dont les autres la contestèrent. Parmi ces derniers, Arthur MEYER admit, mais sans preuves suffisantes, que les éléments en forme de chondriocentes qui marquent le début de la formation de l'anthocyane représentent des vacuoles de formes filamenteuses. LÖWSCHIN émit, d'autre part, l'opinion que ces figures correspondraient simplement à l'anthocyane elle-même : c'est sous cette forme que le pigment se déposerait dans le cytoplasme et il n'y aurait par conséquent entre ces figures et les chondriosomes qu'une simple convergence de forme.

A. PENSA a été le premier à démontrer que les figures chondriosomiformes que revêt l'anthocyane à son origine ne se colorent pas par les techniques mitochondriales et ne peuvent être considérées comme des chondriosomes. Reprenant l'hypothèse toute gratuite de LÖWSCHIN, en l'appuyant sur ses observations, ce savant admit que ces figures correspondent simplement à un état d'agrégation de l'anthocyane et que le pigment pourrait, selon les conditions où se trouve la cellule, revêtir dans le cytoplasme deux états colloïdaux différents : l'état d'agrégation, caractérisé par des éléments d'aspects chondriosomiformes, disséminés dans le cytoplasme, et l'état de dispersion, c'est à dire l'état de pseudosolution dans le cytoplasme. En traitant par des alcaloïdes, des cellules contenant de l'anthocyane à l'état de pseudosolution dans le cytoplasme, PENSA prétend avoir obtenu le retour à l'état d'agrégation du pigment, caractérisé par la production de granulations d'anthocyane, assemblées en chaînettes ou en réseau. Ainsi, d'après ce savant, les figures chondriosomiformes de l'anthocyane ne correspondraient pas toujours au stade d'apparition de ce pigment. Mais l'interprétation de PENSA est erronée, car l'auteur n'a pas compris que le pigment est dissous dans les vacuoles et non dans le cytoplasme et que les phases qu'il attribue à l'état de dispersion de ce dernier correspondent à l'état de dispersion de l'anthocyane dans une unique et énorme vacuole occupant la majeure partie de la cellule et entourée seulement par une mince couche de cytoplasme pariétal, et non dans le cytoplasme lui-même. Ce que PENSA considère comme le cytoplasme n'est donc autre chose que le suc

vacuolaire. Les alcaloïdes déterminent bien la floculation (état d'agrégation) de ce pigment, sous forme de grains animés de mouvements browniens, qui sont des précipités de tanins adsorbant le pigment à mesure qu'ils se forment. Ces précipités peuvent s'assembler en chaînettes ou en réseau, mais ce phénomène se produit dans le suc vacuolaire et non dans le cytoplasme ; il donne lieu à des figures qui, le plus souvent ne ressemblent que très vaguement à celles qui correspondent à la formation de l'anthocyane et ne peuvent en aucune manière leur être identifiées. Ces dernières, en effet, apparaissent dans les cellules méristématiques qui n'ont pas encore de vacuoles caractéristiques et au sein du cytoplasme lui-même : elles offrent de plus des aspects qui rappellent beaucoup plus les chondriosomes que les figures résultant de la floculation de la solution colloïdale de tanin contenue dans la vacuole avec le pigment.

C'est à P. A. DANGEARD, que l'on doit d'avoir orienté la question dans une voie nouvelle. Ce savant observant, à l'aide de colorants vitaux, entre autres le bleu de crésyle, l'origine des vacuoles, dans les Végétaux les plus divers, a constaté, en effet, que, dans les extrémités des filaments en voie de croissance des Champignons et dans les cellules méristématiques des Végétaux supérieurs, les vacuoles apparaissent toujours à l'état de nombreux et de minuscules éléments, en forme de grains isolés ou assemblés en chaînettes ou de filaments, souvent anastomosés en réseau, fixant d'une manière intense et homogène les colorants vitaux, rappelant tout à fait les chondriosomes et constitués par une solution colloïdale très concentrée ; ce sont ces éléments, qui par hydratation se transforment peu à peu en vacuoles fluides, au cours de la différenciation cellulaire.

Reprenant ensuite nos observations sur l'origine de l'anthocyane, P. A. DANGEARD a démontré que, comme l'avait prévu Arthur MEYER, les éléments que nous avons décrits comme des chondriosomes représentent, en réalité, de jeunes vacuoles à contenu colloïdal très concentré et qui renferment le pigment qui leur donne une coloration naturelle. La formation de l'anthocyane, dès leur origine, se rattache par conséquent au mode général de formation des vacuoles.

Frappé, comme nous l'avons été nous-même par la ressemblance des jeunes vacuoles avec les chondriosomes, P. A. DANGEARD a été amené, au début de ses recherches, à assimiler celles-ci aux



chondriosomes et à admettre que les formations décrites sous ce nom dans les cellules animales correspondent à certains aspects de l'évolution de vacuoles analogues à celles que l'on rencontre dans les cellules végétales.

Il crut, en outre, pouvoir démontrer que la substance colloïdale dont sont formées ces vacuoles correspondait à une substance spécifique, se retrouvant dans toutes les vacuoles à quelque cellule qu'elles appartiennent, et qu'il assimila à la métachromatine (volutine de A. Meyer) que nous avons été l'un des premiers à faire connaître dans les Champignons. Il s'en suivait que, contrairement à l'opinion admise, il ne pouvait y avoir aucun rapport entre les chondriosomes et les plastes. Aussi, P. A. DANGEARD a-t-il donné le nom de *vacuome* ou *système vacuolaire* à l'ensemble des vacuoles contenues dans une cellule aux diverses phases de son développement. Cette expression était, dans la pensée de P. A. DANGEARD, destinée à remplacer celle de chondriome et le nom de métachromatine, celui de substance mitochondriale. « La plus grosse erreur des histologistes, dit-il, est d'avoir confondu le chondriome et la métachromatine avec les plastes. C'est du moins ce que je vais essayer de démontrer. Le chondriome qui a fait l'objet de tant de travaux, doit à mon avis être envisagé autrement qu'on ne l'a fait jusqu'ici ; on peut le définir : l'ensemble du système vacuolaire dans ses aspects variés et successifs ».

Partant de ce fait que les vacuoles sélectionnent les colorants et arrivent à extraire la presque totalité du colorant d'une solution, ce savant fait jouer à son « vacuome » un rôle essentiel dans les phénomènes de nutrition de la cellule. Selon lui, la métachromatine, substance spécifique du vacuome, jouerait à la fois le rôle d'osmotine et d'électivine ; elle fixerait les aliments comme elle fixe les colorants vitaux, et P. A. DANGEARD explique, par là, la formation des pigments anthocyaniques, qui, d'après lui, naîtraient dans le cytoplasme et seraient fixés par la métachromatine du vacuome en vertu de son pouvoir électif. P. A. DANGEARD transporte donc au vacuome l'hypothèse proposée par REGAUD pour expliquer le rôle du chondriome.

Cette assimilation du vacuome au chondriome reposant exclusivement sur des observations faites à l'aide de colorants vitaux était inadmissible, étant donné qu'à cette époque il était déjà démontré que les chondriosomes ne se colorent pas vitalement par les colo-

rants utilisés par P. A. DANGEARD, mais seulement, et encore difficilement, par des colorants qui n'ont pas d'électivité pour les vacuoles. D'ailleurs, les vacuoles chondriosomiformes n'ont qu'une durée éphémère et dès les premiers stades du développement cellulaire, elles s'hydratent et se transforment en grosses vacuoles, alors qu'on sait que les chondriosomes persistent pendant toute la durée de vie des cellules. On pouvait seulement se demander si, comme nous l'avions supposé, les vacuoles ne dériveraient pas dans certains cas des chondriosomes, mais il n'était pas possible d'assimiler le chondriome aux vacuoles. Aussi l'interprétation de P. A. DANGEARD est-elle depuis longtemps abandonnée, même par son auteur, semble-t-il.

Nos recherches ont, en effet, dès cette époque, confirmé et précisé les observations de P. A. DANGEARD en ce qui concerne l'évolution des vacuoles, mais elles ont démontré que les vacuoles chondriosomiformes du début de cette évolution n'ont de commun avec les chondriosomes, que leurs formes, et que le vacuome est un système complètement indépendant du chondriome. Elles ont établi, en outre, que les vacuoles ne sont pas caractérisées par une substance spécifique correspondant à la métachromatine et que les colloïdes qu'elles renferment sont des substances de natures très diverses, n'ayant de commun entre elles que la propriété d'adsorber les colorants vitaux. Ces faits ont été vérifiés ensuite par un grand nombre de cytologistes et sont, aujourd'hui, définitivement admis.

Examinons donc d'une manière détaillée l'évolution des vacuoles dans les Phanérogames. Prenons par exemple la racine d'Orge, dans laquelle les phénomènes étudiés par P. A. DANGEARD, et par nous, sont particulièrement schématiques. Si l'on observe, dans une solution de rouge neutre, une très jeune racine de plantule, en l'écrasant légèrement, de manière à dissocier les cellules sans les léser, on constate la présence, dans toutes les cellules du méristème, de nombreux et minuscules éléments disséminés dans le cytoplasme et auxquels le rouge neutre a donné une coloration intense et homogène (fig. 7). Dans les cellules les plus jeunes, ces éléments ont tous la forme de petits grains, mais bientôt ils s'allongent en filaments onduleux, qui souvent ensuite s'anastomosent en réseau. Par leurs formes et leurs dimensions, ces éléments présentent une ressemblance frappante avec les chondriosomes et un observateur non prévenu les prendrait facilement pour tels. Toutefois, ils se dis-

tinguent, à première vue, des chondriosomes par une plus grande diversité d'aspects et le fait qu'ils forment fréquemment des réseaux. Ils paraissent être constitués par une solution colloïdale très condensée, semi-fluide et d'une réfringence telle qu'on peut les distinguer facilement sans coloration vitale.

Au cours de la différenciation cellulaire, on constate que ces

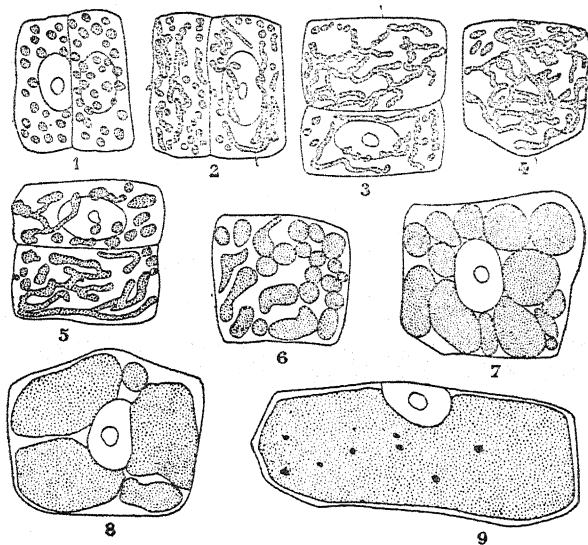


FIG. 7. — Stades successifs de l'évolution du système vacuolaire dans la racine d'Orge : 1 à 5, Cellules du méristème ; 6 à 8, Cellules de la région en voie de différenciation située un peu au-dessus du méristème ; 9, Cellule adulte du parenchyme cortical (coloration vitale au rouge neutre).

éléments se gonflent en absorbant de l'eau et se fusionnent les uns aux autres ; ils prennent alors les aspects les plus divers : haltères, grains assemblés en chapelets, massues, fuseaux, réseau de filaments moniliformes, puis, ils se transforment en petites vacuoles rondes qui se colorent toujours uniformément, mais celles-ci continuant à s'hydrater n'apparaissent bientôt que faiblement colorées et montrent dans leur intérieur quelques corpuscules fortement colorés et animés de mouvements browniens qui résultent de la précipitation de leur contenu colloïdal sous l'action du colorant. Ces vacuoles, en se fusionnant, arrivent à ne plus constituer, dans les cellules adultes, qu'une seule grosse vacuole occupant la majeure partie de la cellule et refoulant à la périphérie le noyau et le cytoplasme, ce dernier se

réduisant à un mince revêtement autour de la vacuole. Celle-ci apparaît tantôt incolore avec des corpuscules colorés et animés de mouvements browniens, tantôt avec une teinte rouge très pâle avec ou sans précipités.

Ainsi, les vacuoles nous apparaissent d'abord comme de petits



FIG. 8. — Premiers stades de l'évolution du système vacuolaire dans les poils des sépales d'une jeune fleur d'*Iris germanica* (coloration vitale au rouge neutre).

éléments constitués par une solution colloïdale très condensée, qui, en s'hydratant progressivement à mesure que les cellules se différencient, se gonflent et se fusionnent pour se transformer en grosses vacuoles contenant une solution colloïdale extrêmement diluée. Cette dilution progressive de la solution colloïdale des vacuoles se traduit par le fait que le rouge neutre qui conférait d'abord aux vacuoles une teinte homogène et intense ne les colore plus ou presque plus lorsque la solution atteint un certain degré de dilution, mais détermine la précipitation du colloïde sous forme de corpuscules fortement colorés et animés de mouvements browniens.

On retrouve dans la plupart des Phanérogames une évolution

analogue des vacuoles : de bons exemples nous sont offerts par les cellules épidermiques des plus jeunes feuilles d'*Iris germanica*, ainsi que par les cellules des jeunes poils des sépales de cette même plante (fig. 8), par les poils sécréteurs d'*Anagallis arvensis*, (fig. 9), etc.

Cette évolution des vacuoles est très générale: elle a été observée dans les groupes les plus divers des Végétaux notamment dans les Gymnospermes (P. DANGEARD, BAILEY), dans les Ptéridophytes (EMBERGER), les Charaphytes (M. MIRANDE, CHADEFAUD), les

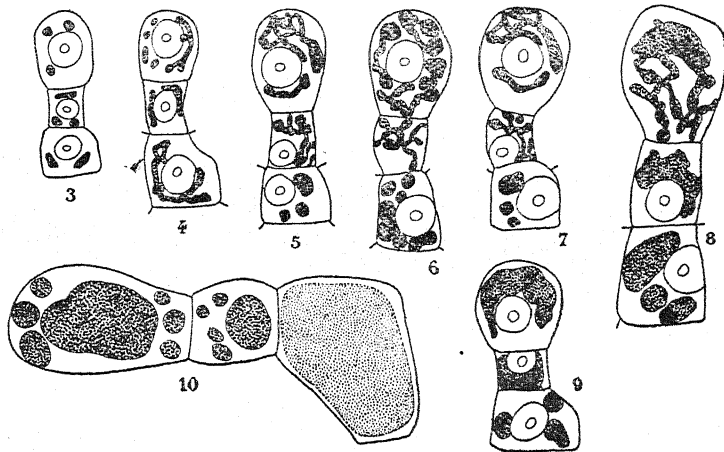


FIG. 9. — Evolution du système vacuolaire dans les poils sécréteurs des pétales d'*Anagallis arvensis*. Les vacuoles sont naturellement colorées par un pigment anthocyannique qui se forme dès les premiers stades (*in vivo*).

Mucoracées (P. A. DANGEARD, GUILLIERMOND), les Péronosporacées (M<sup>lle</sup> Bag WEIG, SACHSENA), les Saprologéniacées (GUILLIERMOND).

Les Saprologéniacées constituent un exemple spécialement favorable à l'étude du système vacuolaire sur lequel nous aurons à revenir. Si l'on examine, dans une solution de rouge neutre, le mycelium d'un *Saprolegnia*, on constate, dans les extrémités en voie de croissance, la présence de vacuoles se présentant d'abord généralement sous forme de petits éléments globuleux qui, en s'étirant, prennent l'aspect de minces canalicules très allongés et plus ou moins orientés dans le sens de la longueur du filament; ces canalicules s'anastomosent et constituent un réseau fin et compliqué (fig. 10). Ces éléments paraissent ici plus fluides et ont une réfringence trop faible

pour que l'on puisse les observer sans coloration. Un peu plus bas du siphon, on voit ces canalicules se gonfler peu à peu, puis confluer, pour ne plus constituer, dans les régions différenciées, qu'un unique canal parcourant le siphon d'un bout à l'autre et occupant

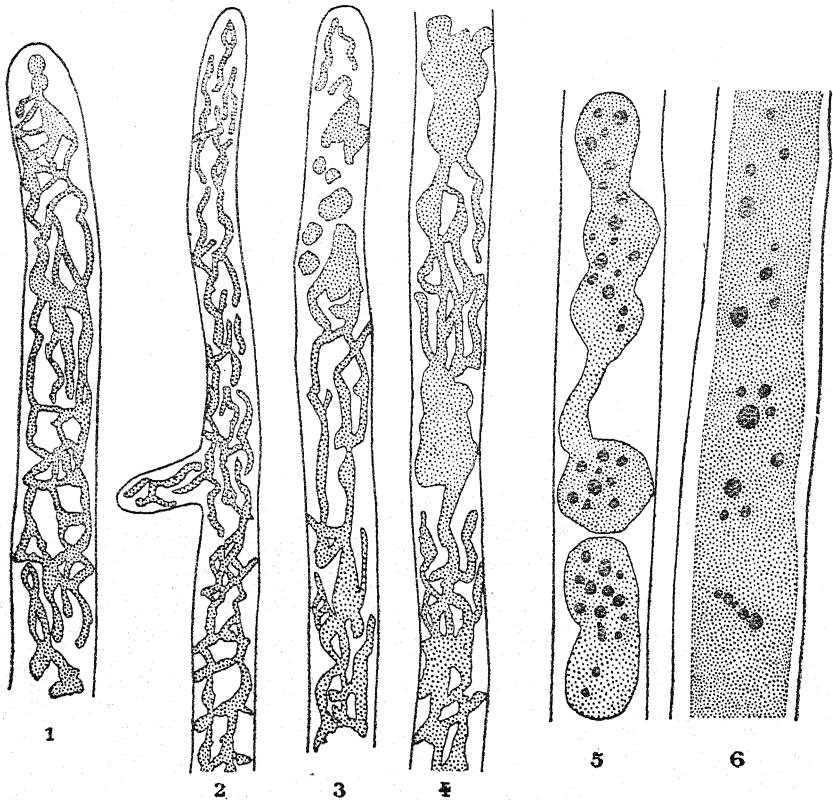


FIG. 10. — Divers stades de l'évolution du système vacuolaire dans un *Saprolegnia* coloré vitalement par le rouge neutre : 1 à 3, Extrémités de filaments en voie de croissance ; les vacuoles apparaissent sous forme de canalicules anastomosés en réseau ; 4, Portion un peu plus différenciée d'un filament dans laquelle les canalicules se gonflent et se fusionnent ; 5, Portion dans laquelle la confluence des canalicules est plus avancée : les canalicules ont formé par leur fusionnement de grosses vacuoles dans lesquelles le rouge neutre a déterminé la précipitation, sous forme de corpuscules, d'une partie de la solution colloïdale contenue dans le suc vacuolaire ; 6, Stade plus avancé, où le système vacuolaire est représenté par un unique canal contenant des précipités.

la majeure partie de ce dernier. Le cytoplasme ne constitue plus alors qu'un mince revêtement autour de ce canal et les noyaux sont appliqués contre la paroi du siphon. On a donc ici une forme

spéciale de vacuole : un unique canal allant d'un bout à l'autre du filament, forme évidemment en relation avec la structure siphonnée des Saprologniacées.

Cependant toutes les vacuoles ne présentent pas ces caractères. C'est ainsi que si l'on étudie l'évolution des vacuoles dans le bourgeon d'*Elodea canadensis*, on observe, dans toutes les cellules du méritème de la tige et des plus jeunes ébauches foliaires, de nombreuses et très petites vacuoles toujours globuleuses (fig. 11) ; celles-ci se colorent généralement uniformément et d'une manière intense par le rouge neutre, mais, dans certains cas, prennent seule

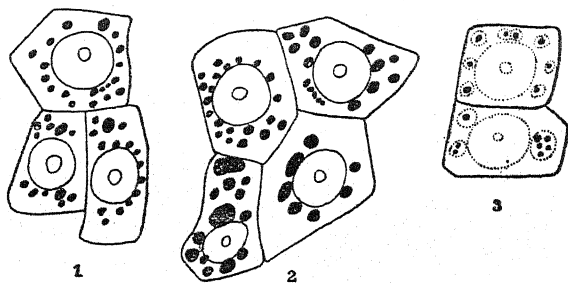


FIG. 11. — Premiers stades de l'évolution du système vacuolaire dans le bourgeon d'*Elodea canadensis*, dans une coloration vitale au rouge neutre : les vacuoles sont à l'état de petits corps globuleux uniformément colorés ou de petites vacuoles incolores contenant un ou plusieurs précipités colorés résultant de la floculation, sous l'action du colorant, de leur contenu colloïdal.

ment une teinte diffuse ou restent incolores, montrant dans leur intérieur un seul corpuscule fortement coloré, animé de mouvements browniens et qui résulte de la précipitation du contenu colloïdal. Ces vacuoles, qui ne sont pas visibles sur le vivant sans coloration, semblent être constituées par une solution colloïdale moins condensée que dans les cas ordinaires. Elles se gonflent ensuite par hydratation, puis se fusionnent peu à peu les unes avec les autres pour former, dans les cellules adultes, une unique vacuole que le rouge neutre colore d'une manière diffuse en déterminant la production de précipités. Il n'y a donc ici, au début de l'évolution vacuolaire, aucune formation filamenteuse ou réticulaire, mais seulement de petites vacuoles sphériques.

Dans la plupart des Champignons (*Endomyces Magnusii*, *Geotrichum (Oidium) lactis*, *Penicillium glaucum*, etc.), les vacuoles se présentent sous cette forme et apparaissent aux extrémités des

filaments à l'état d'un grand nombre de petits corps globuleux qui tantôt se colorent uniformément et d'une manière intense, tantôt restent incolores, mais montrent à leur intérieur un ou plusieurs corpuscules fortement teintés et animés de mouvements browniens (fig. 12 et 13). Ces vacuoles se gonflent dans les régions les plus éloignées de l'extrémité, puis se fusionnent entre elles pour constituer, dans les articles situés plus bas, de grosses vacuoles inco-

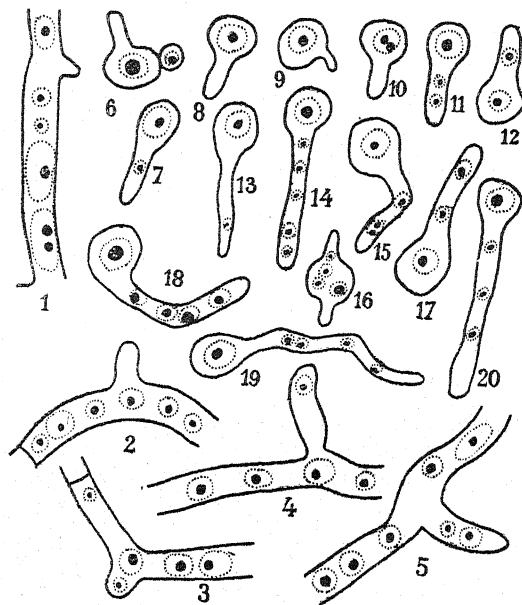


FIG. 12. — 1 à 5, Filaments de *Penicillium glaucum*, colorés vitalement par le rouge neutre : le colorant a déterminé la formation, dans les vacuoles, d'un ou plusieurs gros corpuscules fortement colorés ; on assiste dans la formation des rameaux à la production de petites vacuoles qui paraissent naître *de novo* ; 6 à 19, Stades successifs de la germination des conidies du même Champignon observés en coloration vitale par le rouge neutre ; les petites vacuoles qui apparaissent dans le tube germinatif paraissent naître *de novo*.

lores faiblement teintées et remplies de corpuscules fortement colorés. Les choses se passent de même dans les Levures où il existe, dans le bourgeon, une ou plusieurs petites vacuoles rondes, tantôt uniformément colorées par le rouge neutre, tantôt incolores avec un gros corpuscule coloré dans leur intérieur.

Chez quelques Végétaux inférieurs, les vacuoles offrent enfin une évolution très différente. Elles peuvent se présenter pendant toute



la durée du développement des cellules sous forme de très petits éléments semi-fluides, généralement globuleux, disséminés dans tout le cytoplasme, et qui ne subissent pas d'hydratation ; ces vacuoles formées par une solution colloïdale très condensée se colorent d'une manière homogène et intense par le rouge neutre, le plus souvent sans présenter aucune précipitation : (Cyanophycées, (GUILLIERMOND), Euglènes, Péridiniens, Chlamydomonadinées, Volvocinées (P. A. DANGEARD et P. DANGEARD), Algues aériennes (de PUYMALY). Les Bactéries paraissent appartenir à cette catégorie : chez elles on observe aussi, par coloration vitale ou par coloration après fixation, des corpuscules métachromatiques, surtout aux pôles des cellules et qui semblent correspondre à de petites vacuoles à métachromatine condensée (GUILLIERMOND, A. PETIT, BEAUVERIE).

Ce type de vacuoles se rencontre dans les conidies et les spores des Champignons (zoospores des Saprolegniacées par exemple) : il a été observé dans les grains de pollen (P. DANGEARD, M<sup>lle</sup> PY). C'est à ce type qu'appartiennent, en général, les vacuoles des cellules animales, comme on le verra plus loin.

Les faits que nous venons d'exposer confirment donc les observations de P. A. DANGEARD et montrent que les vacuoles paraissent se rencontrer dans toutes les cellules et à toutes les phases de leur développement et que, d'une manière générale, elles se présentent dans les cellules embryonnaires comme de minuscules éléments constitués par une solution colloïdale très condensée et qui parfois ont une grande ressemblance de formes et de dimensions avec les chondriosomes. Ces éléments chondriosomiformes se gonflent et se transforment en grosses vacuoles liquides, à solution colloïdale très diluée. Par contre, ces faits ne confirment pas l'interprétation de ce savant qui assimilait le système vacuolaire au chondriome. D'ailleurs si, dans certaines cellules, les jeunes vacuoles offrent des formes presque identiques à celles des chondriosomes, il y a, cependant, d'autres cas très nombreux, où elles ont, au contraire, des aspects qui ne permettent pas de les confondre avec ces derniers éléments. Toutefois, étant donné que ces deux catégories d'éléments peuvent parfois être facilement confondus, il convient d'examiner ici les caractères différentiels qui permettent de les distinguer.

CARACTÈRES DIFFÉRENTIELS DES VACUOLES CHONDRIOSOMIFORMES  
ET DES CHONDRIOSOMES.

Les vacuoles, même dans leur état chondriosomiforme, sont essentiellement distinctes des chondriosomes par leurs caractères histochimiques. Une différence essentielle réside d'abord dans le fait que tandis que les vacuoles se colorent d'une manière intense par les colorants vitaux (rouge neutre, bleus de méthylène, de crésyle, de toluidine, de Nil), les chondriosomes, au contraire, n'ont aucune affinité pour ces colorants et ne se teignent vitale-ment que par des colorants spéciaux (vert Janus, violet de Dahlia, violet de méthyle) qui n'ont pas d'électivité marquée pour les vacuoles. En outre, comme on l'a vu, la coloration des vacuoles est essentiellement vitale et cesse dès que la mort des cellules se produit. Au contraire, les chondriosomes ne se colorent guère que dans les cellules en souffrance ; leur coloration s'accompagne toujours de leur vésiculisation et est bientôt suivie de la mort des cellules. On a pu trouver des cellules embryonnaires où les chondriosomes sont visibles sur le vivant, et l'on a pu s'assurer par la coloration vitale des vacuoles que ces dernières sont indépendantes des chondriosomes qui, eux, restent incolores. La même constatation a été faite pour les Saprolegniacées chez lesquelles les chondriosomes sont toujours très nettement visibles sur le vivant, à tous les stades du développement. Enfin, nous avons obtenu, dans ces Champignons et dans d'autres (*Endomyces Magnusii*) (fig. 13), la double coloration vitale du chondriome et du système vacuolaire, au moyen d'un mélange de solution de rouge neutre et de vert Janus, et suivi l'évolution simultanée de ces deux systèmes pendant tout le développement : on voit alors les chondriosomes teints en bleu et les vacuoles en rouge.

Les formes initiales d'aspect chondriosomique des vacuoles sont comme les chondriosomes d'une grande fragilité, et l'on constate, dans les observations prolongées de colorations vitales, leur gonflement et leur fusion en vacuoles plus grosses de forme ronde, mais cette altération n'a rien de commun avec la cavulation des chondriosomes. Les solutions d'acide osmique conservent et noircissent fortement les vacuoles chondriosomiques toutes les fois qu'elles renferment des composés phénoliques ; dans les autres cas, elles

peuvent les conserver en les gonflant, mais ne les noircissent pas. On sait que les chondriosomes sont, au contraire, très bien conservés par l'acide osmique, qui ne les brunit pas.

Dans les préparations traitées par les techniques mitochondriales,

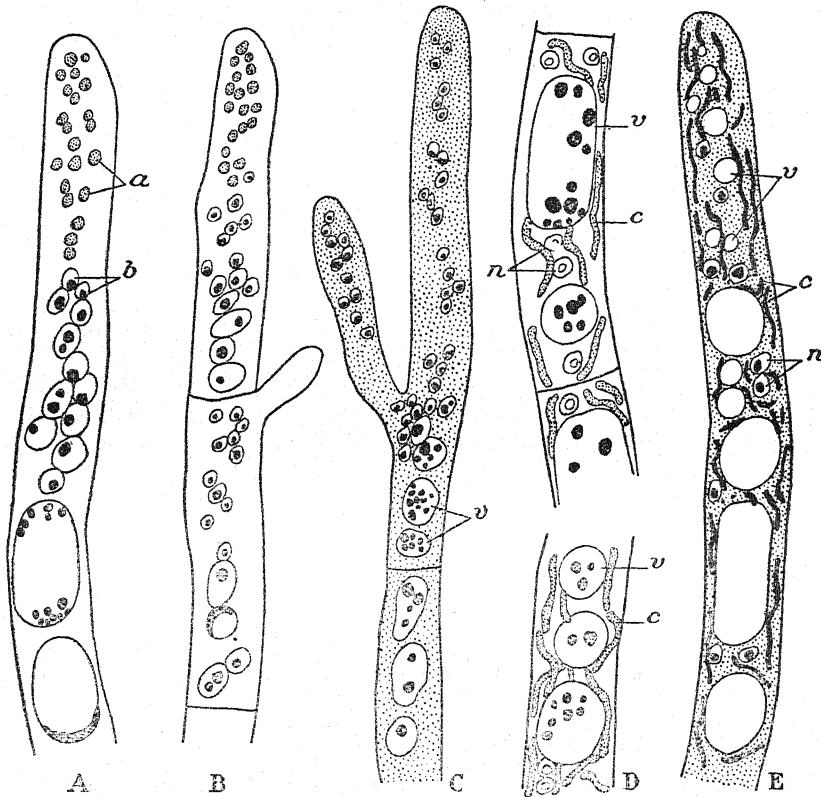


FIG. 13. — Filaments d'*Endomyces Magnusii* : A et B, Extrémités de filaments en voie de croissance, colorés vitalement par le rouge neutre et montrant les divers stades de la formation des vacuoles : à l'extrémité du filament se trouvent de petites vacuoles (a) à métachromatine très concentrée et uniformément colorées ; un peu plus bas, ces vacuoles sont un peu plus grosses et le colorant a provoqué la précipitation de leur métachromatine sous forme d'un corpuscule métachromatique fortement coloré (b) ; dans les régions plus différenciées, ces vacuoles se fusionnent en grosses vacuoles renfermant de nombreux corpuscules métachromatiques ; C, Extrémité de filament fixé par le formol et coloré par le bleu de crésyle : le fixateur a déterminé dans les vacuoles la précipitation de la métachromatine sous forme de corpuscules métachromatiques fortement colorés en rouge violacé ; D, Filaments colorés vitalement par un mélange de vert Janus et de rouge neutre. Le vert Janus a coloré les chondriosomes (c) et le rouge neutre a déterminé la précipitation de la métachromatine des vacuoles (v) sous forme de corpuscules colorés en rouge ; E, Extrémité de filament traité par la méthode de REGAUD ; les vacuoles sont incolores et ne montrent aucun corpuscule coloré : seuls sont colorés les noyaux (n) et les chondriosomes (c).

les vacuoles chondriosomiformes apparaissent le plus souvent sous forme de canalicules incolores, parfois anastomosés en réseau au milieu du cytoplasme faiblement teinté. Parfois, le contenu des vacuoles est coloré, mais, en ce cas, il se trouve toujours condensé, sous l'action des fixateurs, au milieu des canalicules incolores, si bien qu'il n'est pas possible de confondre les éléments du vacuome

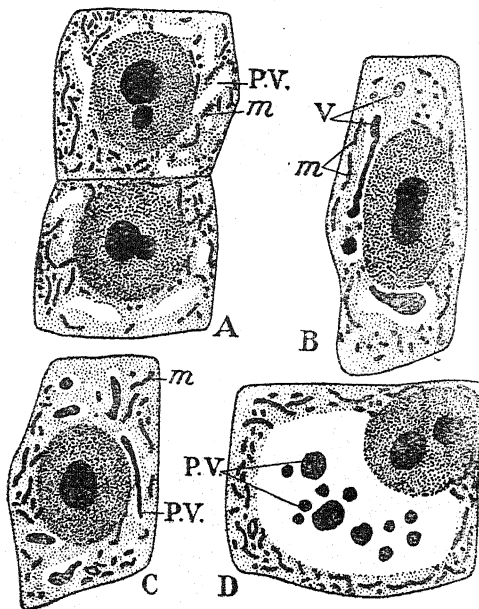


Fig. 14. — Cellules de la racine de *Pois* : A, Cellules du méristème dans lesquelles les chondriosomes (*m*) sont colorés, tandis que les vacuoles incolores (V) apparaissent sous forme de canalicules ; B, C, Cellules du méristème du cylindre central dans lesquelles le contenu des vacuoles filamenteuses s'est contracté sous l'action du fixateur, donnant des formes rondes ou filamenteuses fortement colorées (PV), mais se distinguant très facilement des chondriosomes (*m*) par le fait que celles-ci sont entourées d'une zone incolore ; D, Cellule différenciée du parenchyme cortical renfermant une unique et très grosse vacuole montrant dans son intérieur des corpuscules fortement colorés (PV). (Méthode de REGAUD).

avec les chondriosomes (fig. 14). Il arrive aussi que le contenu colloïdal des grosses vacuoles liquides, résultant de l'hydratation des vacuoles chondriosomiformes, montre des corpuscules colorables par les méthodes mitochondriales et qui résultent de sa précipitation sous l'action des fixateurs (fig. 14). Dans tous les cas où les vacuoles renferment des tanins, les vacuoles chondriosomiformes apparaissent sous forme de filaments ou de réseau un peu dilatés

par le fixateur et colorés en jaune par le bichromate de potassium ou noircis par l'acide osmique, selon le fixateur employé: les vacuoles liquides elles-mêmes montrent, avec ces méthodes, soit un précipité granuleux, soit de gros corpuscules, jaunis par le bichromate ou noircis par l'acide osmique. Mais aucune méthode ne permet généralement de colorer, après fixation, les vacuoles qui ne renferment pas de tanins, sauf parfois les méthodes golgiennes dont il sera question plus loin.

Dans les Champignons et certaines Algues cependant, nous avons vu que la substance colloïdale des vacuoles ou métachromatine, insolubilisée et précipitée sous forme de corpuscules par le formol ou l'alcool, se colore énergiquement en rouge par les colorants basiques bleus ou violets d'aniline, ainsi que par l'hématéine, et montrent tout un ensemble de réactions histochimiques fort connues et très différentes de celles des chondriosomes.

Il est donc bien établi qu'il n'existe pas la moindre relation entre le chondriome et le système vacuolaire. Ce sont là deux systèmes indépendants, se superposant dans les cellules. Il n'y a entre les formes jeunes des vacuoles et les chondriosomes qu'une simple *convergence de formes*. Il semble que cette convergence, qui n'existe d'ailleurs que dans une phase très limitée de l'évolution des vacuoles, peut s'expliquer par le fait que celles-ci se trouvent, à ce moment, dans un état physique voisin de celui des chondriosomes.

#### CARACTÈRES PHYSIQUES DES VACUOLES.

Les vacuoles chondriosomiformes paraissent avoir, en effet, une consistance semi-fluide assez semblable à celle des chondriosomes et être dans un état physique qui les rapproche de ces derniers. L'observation ultramicroscopique montre, qu'en général, les vacuoles chondriosomiformes ne sont pas plus visibles que les chondriosomes. Dans certains cas, cependant, (dents des jeunes folioles de Rosier), on arrive à les distinguer (fig. 15); elles apparaissent optiquement vides et visibles seulement par leur contour faiblement lumineux, c'est à dire avec les mêmes caractères que les chondriosomes, quand ils peuvent être distingués.

Les vacuoles liquides provenant de l'hydratation de ces éléments chondriosomiformes paraissent également optiquement vides, même dans le cas où elles renferment en abondance des subs-

tances colloïdales (tanin, métachromatine) et ne se distinguent généralement pas du cytoplasme. Rarement elles apparaissent grâce à un contour faiblement lumineux. Certains moyens indirects permettent souvent cependant de les repérer : c'est ainsi que, dans les Levures, il existe dans le cytoplasme avoisinant les vacuoles de nombreuses gouttelettes lipidiques qui entourent les vacuoles d'un cercle ; celles-ci apparaissent très lumineuses et permettent de

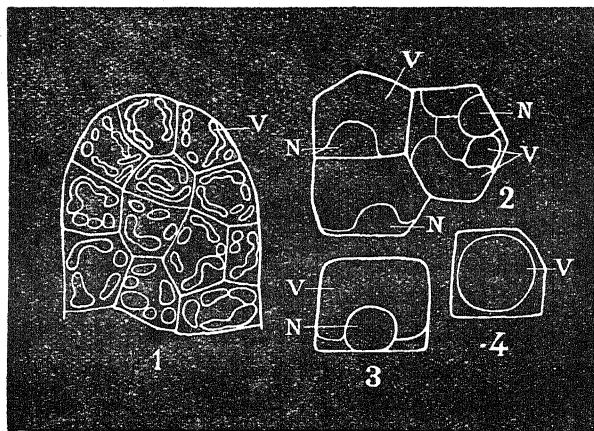


Fig. 15. — Cellules d'une dent de jeune foliole de Rosier observées au fond noir ; 1, Extrémité d'une jeune dent : les vacuoles filamenteuses (V) sont visibles par leurs contours faiblement éclairés ; 2 à 4, Cellules plus différenciées d'une dent : les vacuoles (V) et le noyau (N) sont visibles par leurs contours faiblement éclairés.

reconnaître facilement l'emplacement des vacuoles (fig. 15). Les vacuoles montrent parfois à leur intérieur quelques granulations fortement éclairées et animées de mouvements browniens, mais celles-ci sont toujours visibles à l'éclairage direct et ne sont pas de l'ordre des micelles. Il semble donc que la vacuole, dans son état liquide, soit constituée par une solution colloïdale à micelles très petites et non visibles. Toutefois cette solution est très instable et précipite facilement, comme nous l'avons reconnu, en étudiant l'action des colorants vitaux sur les vacuoles.

Les vacuoles filamenteuses paraissent avoir, comme les chondriosomes, un poids spécifique assez semblable à celui du cytoplasme et souvent aussi plus élevé. C'est ainsi que ACKERMANN a constaté par la centrifugation que les vacuoles filamenteuses, existant, dans

certaines conditions, dans les tentacules des *Drosera*, sont plus lourdes que le cytoplasme. H. CLÉMENT n'a pas pu obtenir par le même procédé le déplacement des vacuoles anthocyaniques chon-

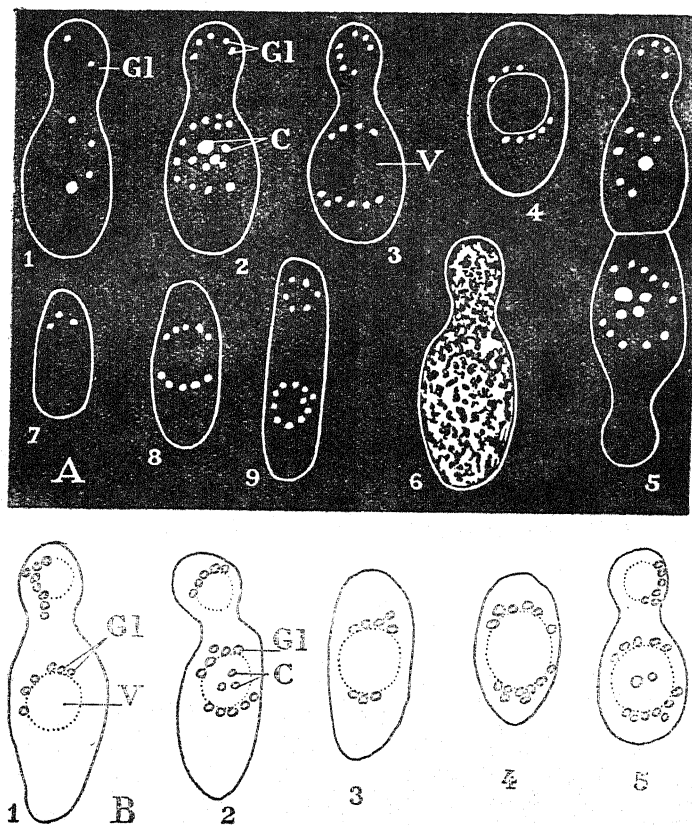


FIG. 16. — A: 1 à 6, Cellules de *Saccharomyces Ludwigii* observées sur fond noir; les vacuoles ne sont généralement pas visibles, mais il est possible de les localiser par les granulations lipidiques (Gl) fortement éclairées qui les entourent : certaines renferment des corpuscules métachromatiques (C) également très éclairés (fig. 2 et 5); dans une cellule (4), le contour de la vacuole est visible. Dans la figure 6, le cytoplasme est coagulé; 7 à 9, Cellules de *Saccharomyces pastorianus*, observées sur fond noir et montrant l'emplacement de leurs vacuoles optiquement vides par les granulations lipidiques fortement éclairées qui les entourent; B, Cellules de *S. Ludwigii*, observées sur le vivant à l'éclairage direct; on voit la vacuole entourée de granulations lipidiques très réfringentes (Gl) et contenant parfois des corpuscules métachromatiques (C), également très réfringents.

driosomiformes des dents des jeunes folioles de Rosier. Dans un travail récent, MILOVIDOV a montré que, dans les cellules les plus jeunes de ces dents, les vacuoles en forme de chondriocontes., cons-

tituées par une solution très condensée de tanin et d'anthocyane, se disposent suivant la direction de la force centrifuge et sont, par conséquent, plus lourdes que le cytoplasme. Les grosses vacuoles qui en dérivent et qui renferment une solution plus diluée de tanin se disposent, au contraire, suivant la direction opposée, c'est-à-dire centripète, et sont plus légères que le cytoplasme. Le même auteur a obtenu des résultats analogues sur la racine d'Orge ;

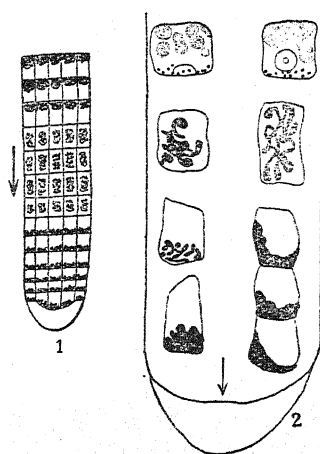


FIG. 17. — 1, Schéma d'une racine d'Orge colorée vitalement par le rouge neutre et soumise à la centrifugation : les vacuoles chondriosomiformes du méristème plus lourdes que le cytoplasme se sont déplacées dans le sens de la force centrifuge ; celles, en voie d'imbibition, de la région de différenciation, n'ont pas été influencées par la force centrifuge ; les vacuoles de la région supérieure, plus légères que le cytoplasme, se sont dirigées dans le sens opposé à celui de la force centrifuge ; 2, Schéma où l'on a représenté à un plus fort grossissement l'aspect des vacuoles de ces trois régions (d'après MILOVIDOV).

dans les cellules de la partie la plus jeune du méristème, les vacuoles sont plus lourdes que le cytoplasme et se déplacent facilement dans la direction de la force centrifuge. Dans la région située un peu au-dessus, c'est-à-dire dans la zone de différenciation cellulaire, les vacuoles déjà hydratées ont à peu près la même densité que le cytoplasme et ne se déplacent plus. Enfin, dans les régions où les cellules sont différenciées, les vacuoles sont beaucoup plus légères que le cytoplasme et se déplacent dans la direction centripète (fig. 17).



Ainsi, les petites vacuoles présentant des aspects chondriosomiques apparaissent comme des éléments semi-fluides, ou parfois même presque solides ; elles semblent constituées par un hydrogel. On est dès lors conduit à l'idée que l'évolution des vacuoles décrites plus haut se réduirait à une imbibition illimitée de petits éléments en formes de grains ou de filaments et à l'état d'hydrogel ; cette imbibition entraînerait la transformation du gel primitif en une solution colloïdale très diluée (hydrosol) représentée par les vacuoles liquides.

#### NATURE CHIMIQUE DES COLLOIDES VACUOLAIRES.

Les caractères histochimiques des vacuoles, que nous avons énumérés pour établir une distinction entre les vacuoles chondriosomiformes et les chondriosomes prouvent que les colloïdes vacuolaires ont une constitution essentiellement variable. Il n'existe donc pas dans les vacuoles une substance caractéristique de ces éléments, présente chez tous les Etres vivants, comme c'est le cas pour les chondriosomes, mais des substances diverses n'ayant de commun entre elles que leurs propriétés de fixer les colorants vitaux. Déjà, la seule coloration vitale des vacuoles révèle des différences dans la composition de celles-ci. C'est ainsi, par exemple, que les vacuoles qui renferment de la métachromatine (Cham-pignons, certaines Algues) font virer le bleu de crésyle qui leur donne une teinte diffuse rougeâtre et font apparaître des corpuscules colorés en rouge foncé. Dans les cellules des Phanérogames, la coloration des vacuoles est extrêmement variable suivant les cas. Chaque fois qu'elles renferment des composés phénoliques, les vacuoles prennent avec le bleu de crésyle une teinte bleue pure ; dans d'autres cas, ces vacuoles offrent généralement des teintes tirant sur le rouge.

P. A. DANGEARD s'est fondé uniquement sur cette métachromasie que présente souvent les vacuoles en coloration vitale pour admettre la présence générale de la métachromatine dans les vacuoles, mais cette métachromasie ne constitue pas un caractère suffisant de la substance nommée métachromatine : celle-ci a été désignée ainsi exclusivement parce qu'elle fait virer au rouge, après fixation, tous les colorants bleus ou violets d'aniline et l'hématéine. Or, ce phé-

nomène, encore inexpliqué, n'a aucune relation avec la métachromasie obtenue par une coloration vitale (1). On ne peut donc rapporter, comme l'ont fait P. A. DANGEARD et P. DANGEARD, le contenu colloïdal des vacuoles à une même substance qui correspondrait à la métachromatine des Champignons, ainsi nommée en raison de la métachromasie qu'elle présente après fixation et non en coloration vitale.

En général, les colloïdes vacuolaires paraissent être, dans les Végétaux supérieurs, des substances protéiques souvent associées ou combinées avec des tanins et peut-être des mucilages. Dans les Algues, ils semblent se rattacher également à des protéines, à des tanins et à des mucilages, mais on trouve souvent aussi de la métachromatine, substance dont la composition chimique est encore mal déterminée, qu'on a des raisons de considérer comme une combinaison d'acide nucléique avec une base inconnue (A. MEYER) et dont les caractères bien établis permettent facilement de la reconnaître. Elle présente la réaction de Feulgen sans hydrolyse (REICHENOW, M<sup>lle</sup> PETTER). La même substance se rencontre en grande abondance dans presque tous les Champignons ainsi que dans beaucoup de Bactéries.

#### FORMATION DES GRAINS D'ALEURONE.

Si l'on observe, à l'aide des colorants vitaux, les vacuoles d'une partie quelconque d'un embryon ou d'un albumen pendant la maturation de la graine, on y trouve des vacuoles liquides plus ou moins grandes, selon le type et l'état de développement des cellules, contenant en dissolution des substances protéiques et dans les-

---

(1) La coloration bleue que prennent parfois les vacuoles par le bleu de crésyle est souvent l'indice d'une réaction acide, c'est le cas des vacuoles renfermant des composés phénoliques. Quant à la coloration rouge, elle ne peut s'expliquer par la réaction ionique du suc vacuolaire, car les Physico-chimistes ont montré que le bleu de crésyle en solution dans l'eau pure ne présente qu'un seul virage : il devient orangé pour un  $pH = 11,2$ . Toutefois, le bleu de crésyle donne un virage violet pour un  $pH$  assez peu déterminé à condition que le milieu renferme des substances colloïdales diverses (silicate de Na, dextrine, protéine, etc.), ou même des sucres (saccharose) (MANGENOT et M<sup>lle</sup> LAURENT). Il s'ensuit donc que le virage violet qui, *in vitro*, peut être obtenu par l'addition des substances les plus diverses ne peut servir en aucune manière à caractériser une substance chimique.

quelles le rouge neutre détermine la précipitation des protéines sous forme de corpuscules fortement colorés. Dans les périodes qui précèdent immédiatement la maturation, c'est-à-dire au moment où la graine se déshydrate, on constate que ces vacuoles ont parfois une tendance à se morceler en même temps qu'elles perdent leur eau et deviennent de plus en plus petites et de moins en moins fluides. Elles se colorent d'une manière intense et homogène et prennent une consistance semi-fluide : elles affectent souvent, à ce moment, des formes filamenteuses ou réticulaires analogues à celles que l'on constate dans les méristèmes. A un stade ultérieur, lorsque la graine est parvenue à maturité et passe à l'état de vie ralentie, les vacuoles semi-fluides, par une déshydratation plus forte, prennent l'aspect de corpuscules sphériques, solides, très réfringents que l'on peut expulser hors de la cellule par écrasement et qui ne prennent les colorants vitaux qu'après imbibition prolongée dans l'eau. Les vacuoles sont alors transformées en corpuscules de nature protéique, de dimensions variables, très petits dans certaines cellules, très gros dans d'autres, et qu'on appelle grains d'aleurone : ceux-ci résultent de la solidification des protéines contenues à l'état de solution dans la vacuole par suite de l'élimination de son eau. Un grain protéique s'est donc substitué à la vacuole.

Ces grains d'aleurone se colorent d'une manière intense par les techniques mitochondriales qui ne colorent pas les vacuoles liquides dont elles dérivent, sauf dans les périodes précédant leur solidification. Lors de la germination, au moment où la graine s'hydrate de nouveau, les grains d'aleurone absorbent de l'eau et prennent une consistance semi-fluide, période pendant laquelle ils montrent souvent une tendance à s'allonger en filaments susceptibles de s'anastomoser en réseau.

Dès le début de leur hydratation, ils se colorent d'une manière homogène et intense par les colorants vitaux, puis, à la suite d'une hydratation plus forte, les vacuoles filamenteuses et réticulaires semi-fluides se gonflent et prennent l'aspect de vacuoles rondes et liquides qui, en se fusionnant les unes aux autres, se transforment peu à peu en grosses vacuoles, dans lesquelles les colorants vitaux déterminent la formation de précipités fortement colorés.

Avec les techniques mitochondriales, les formes réticulaires ou filamenteuses du début de la germination montrent un contenu protéique fortement coloré et condensé sous forme de filaments ou

de grains entourés d'une zone claire. Les vacuoles rondes et liquides qui leur succèdent renferment encore des corpuscules colorés, mais ceux-ci deviennent de moins en moins abondants à mesure que les vacuoles s'hydratent et, finalement, dans les grosses vacuoles, on ne trouve plus aucun contenu coloré.

#### RÉVERSIBILITÉ DE FORMES DU SYSTÈME VACUOLAIRE.

Les travaux de P. DANGEARD et les nôtres qui ont fait connaître cette évolution montrent donc qu'il existe une certaine réversibilité entre les deux aspects des vacuoles : on a vu précédemment que les vacuoles se présentent sous des aspects très différents, selon l'âge des cellules : 1° sous forme de nombreuses et minuscules vacuoles semi-fluides et offrant plus ou moins l'aspect de chondriosomes ; 2° sous forme d'un petit nombre de grosses vacuoles liquides, rondes, renfermant toujours des colloïdes, mais à l'état de solution très diluée, c'est-à-dire correspondant à la définition classique des vacuoles et pouvant se fusionner en une seule vacuole énorme. Le premier aspect se rencontre dans les cellules embryonnaires et le second dans les cellules adultes, mais si une déshydratation très forte se produit dans les cellules, les vacuoles sphériques et liquides peuvent perdre leur eau, se morceler en petites vacuoles dans lesquelles les colloïdes deviennent de plus en plus concentrés et qui reprennent une consistance semi-fluide et des aspects de chondriosomes. Une déshydratation plus complète amène enfin la transformation de ces vacuoles semi-fluides en corpuscules solides (grains d'aleurone) par solidification de leurs colloïdes. Ces grains d'aleurone, par une nouvelle hydratation, sont susceptibles de reprendre la consistance semi-fluide et l'aspect de chondriosomes, puis de redonner de nouveau des vacuoles sphériques et liquides.

L'aspect filamenteux des vacuoles paraît ainsi lié à l'état semi-fluide de ces éléments ; à l'état semi-fluide, les vacuoles sont le plus souvent filamenteuses ou réticulaires et se colorent uniformément et d'une manière intense par les colorants vitaux ; à l'état liquide, elles sont généralement rondes et elles se colorent plus que faiblement par les colorants vitaux qui déterminent la précipitation de leurs colloïdes sous forme de granulations fortement colorées et animées de mouvements browniens : elles constituent alors des gouttes d'une solution colloïdale très diluée. A l'état solide, les vacuoles se

présentent sous forme de corpuscules globuleux qui ne fixent plus les colorants vitaux qu'après imbibition préalable, mais par contre se colorent toujours après fixation. Les vacuoles peuvent donc, selon les conditions d'hydratation de la cellule, passer de l'un à l'autre de ces états.

Cette réversibilité a d'ailleurs été obtenue expérimentalement dans diverses cellules, entre autres dans les cellules épidermiques des pièces du périanthe de fleurs rouges de Tulipe : dans la fleur ouverte, ces cellules renferment une seule grosse vacuole occupant presque tout le volume de la cellule et contenant une solution concentrée d'un pigment anthocyanique rouge. Or, en plasmolysant par une solution fortement hypertonique des cellules épidermiques adultes, nous avons constaté que celles-ci, en se déshydratant, peuvent se morceler en petites vacuoles qui deviennent semi-fluides et prennent des formes granuleuses, filamenteuses et réticulaires (fig. 18). Des résultats semblables ont été obtenus dans les Sapro-légniacées (GUILLIERMOND) et dans les cellules épidermiques des écailles d'*Allium Cepa* (KUSTER).

Si l'on analyse de plus près ces changements d'aspect des vacuoles consistant en l'hydratation et la confluence de petites vacuoles en une seule grosse et inversement en la fragmentation, sorte de pulvérisation de la grosse vacuole en d'innombrables petites vacuoles semi-fluides, filamenteuses ou granuleuses, on est amené à admettre que, dans ces phénomènes, les vacuoles n'ont qu'un rôle passif : leur contraction et leur division sont provoquées par le degré d'imbibition du cytoplasme déterminant des mouvements de celui-ci se répercutant sur les vacuoles. Le cytoplasme, sous certaines influences, peut extraire par imbibition une partie de l'eau contenue dans la vacuole, et se gonfler. Ce gonflement est produit alors par des mouvements du cytoplasme, notamment par l'émission dans la vacuole de prolongements lamelleux qui finissent par cloisonner celle-ci en multiples vacuoles, lesquelles, en perdant leur eau, prennent une consistance très visqueuse et des aspects de chondriosomes. Inversement, le cytoplasme est capable de restituer une partie de son eau d'imbibition aux vacuoles, déterminant une hydratation et une augmentation de volume de celles-ci qui, alors, se fusionnent en une seule grosse vacuole. Ce sont des phénomènes de cet ordre qui doivent se produire au début de la maturation de la graine et pendant la plasmolyse : une partie de l'eau de la vacuole

passé dans le cytoplasme et doit déterminer son gonflement auquel on peut attribuer la fragmentation des vacuoles, et ce n'est qu'ensuite que le cytoplasme cède à son tour son eau à l'extérieur. Dans la germination, le phénomène contraire doit se passer : la vacuole absorbe l'eau accumulée d'abord dans le cytoplasme et, celui-ci se désimbibant, les vacuoles se gonflent et se fusionnent de

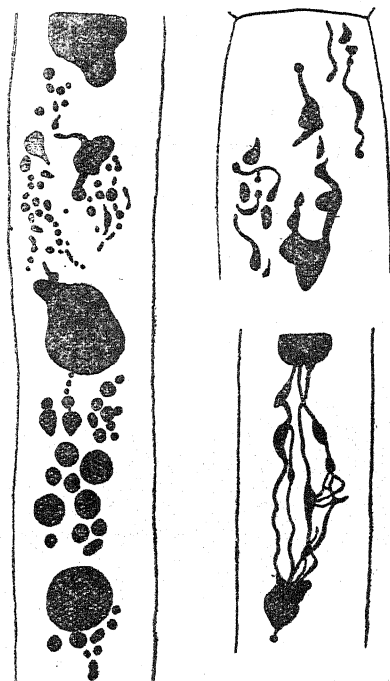


FIG. 18. — Cellules de l'épiderme d'un pétale de Tulipe, variété à fleurs rouge sombre, plasmolysées par une solution de NaCl à 5 %. La grosse vacuole à anthocyane, s'est morcelée en petites vacuoles dont quelques-unes ont pris des formes filamenteuses ou réticulaires.

nouveau pour constituer une très grosse vacuole. Cette manière de voir paraît d'ailleurs confirmée par le fait que la viscosité du cytoplasme augmente à mesure que la plante vieillit, c'est-à-dire corrélativement au développement de la vacuole qui finit par occuper la presque totalité des cellules.

Cette réversibilité de forme des vacuoles est à rapprocher d'un phénomène remarquable depuis longtemps décrit par Ch. DARWIN dans les tentacules des feuilles de *Drosera rotundifolia* et désigné

par ce savant sous le nom d'agrégation (1). En étudiant les modifications qui surviennent dans les pédoncules tentaculaires, à la suite de l'excitation produite par un Insecte, DARWIN a vu, dans chaque cellule, le cytoplasme coloré en rouge avant l'excitation, se résoudre bientôt en un agrégat de corpuscules vivement colorés, offrant des aspects de grains, de massues, de bâtonnets ou de filaments animés de mouvements amiboïdes. L'étude de ce phénomène repris par divers auteurs (GARDINIER, H. de VRIES, GEBEL) a montré qu'en réalité le phénomène observé par DARWIN consiste en une

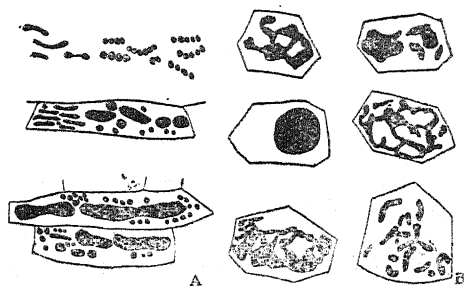


FIG. 19. — A, Fragmentation de la vacuole (phénomène dit d'agrégation) dans les cellules glanduleuses des tentacules de *Drosera rotundifolia*. Ces vacuoles sont colorées naturellement par un pigment anthocyannique. En haut, on a représenté divers aspects des vacuoles fragmentées (d'après Hugo de VRIES); B, Divers aspects du système vacuolaire dans les mêmes cellules (*in vivo*), d'après les observations plus récentes de HOMÈS.

fragmentation multiple de la vacuole et non du cytoplasme. Les cellules des tentacules renferment une unique et très grosse vacuole remplie d'anthocyane. Au moment de l'excitation, cette vacuole subit une sorte de pulvérisation: elle se fragmente en un grand nombre de petites vacuoles chondriosomiformes (fig. 19); aussitôt après

(1) Il y a lieu de distinguer ces phénomènes depuis longtemps désignés sous le nom d'agrégation, des phénomènes décrits sous ce nom par LOWE et BOKORNY. Ces auteurs, en traitant des cellules vivantes par diverses substances: alcaloïdes, nitrate d'argent, etc., ont prétendu obtenir la séparation de la partie active du cytoplasme sous forme de sphérules auxquelles ils ont donné le nom de protéosomes. En replaçant les cellules dans l'eau pure, ces protéosomes se dissolvent rapidement. LOWE et BOKORNY ont assimilé ce phénomène à l'agrégation des tentacules de *Drosera*. Mais, il a été prouvé par PFEFFER, MANGENOT, etc., que le phénomène observé par ces auteurs n'a rien de comparable à l'agrégation et consiste simplement en la précipitation des colloïdes vacuolaires. C'est le même phénomène qui se produit dans les vacuoles sous l'influence des colorants vitaux, et l'on retrouve ici la confusion déjà commise par PENSA à propos de l'origine de l'anthocyane.

l'excitation, ces minuscules vacuoles se fusionnent pour constituer de nouveau une unique et très grosse vacuole : la cellule reprend son état initial. C'est donc un phénomène tout à fait comparable à celui que l'on constate pendant la formation de l'aleurone et au cours de la plasmolyse. Les recherches d'ACKERMAN ont montré que ce phénomène consiste en une modification de volume de la vacuole consécutive à une forte imbibition du cytoplasme. Le résultat est une fragmentation de la vacuole, provoquée par le gonflement du cytoplasme et, en même temps, une augmentation de pression osmotique : celle-ci augmente de 5 atmosphères. La centrifugation a montré, comme on l'a vu que, dans la cellule excitée, les vacuoles sont plus denses que le cytoplasme et qu'inversement dans la cellule au repos, c'est le cytoplasme qui est plus dense que la vacuole.

L'étude de ces phénomènes a été reprise récemment par DUFRÉNOY, HOMÈS et KEDROWSKI sur les *Drosera*, par QUINTANILHA et MANGENOT dans *Drosophyllum lusitanicum*. Ces recherches ont montré qu'il faut distinguer dans les tentacules de *Drosophyllum* et de *Drosera* deux sortes de cellules physiologiquement distinctes. 1<sup>o</sup> Celles qui recouvrent la partie supérieure de la tête du tentacule sont excrétrices : elles excrètent le liquide complexe et visqueux qui perle à l'extrémité de chaque tentacule ; ces cellules possèdent en dehors des périodes de digestion un ensemble de petites vacuoles, filamenteuses ou granuleuses ; dispositif sans doute en rapport avec la perte d'eau dont la cellule est alors le siège (QUINTANILHA, DUFRÉNOY, HOMÈS, MANGENOT, KEDROWSKI) (fig. 19). 2<sup>o</sup> Les cellules qui constituent la partie inférieure de la tête du tentacule et le pédicelle de celui-ci : chacune de ces cellules contient, en dehors des périodes de digestion, une grande vacuole fluide colorée en rouge par de l'anthocyane ; pendant la période de digestion, cette grande vacuole se trouve pulvérisée en un grand nombre de petits éléments globuleux ou filamenteux, colorés en gris violacé (DUFRÉNOY, MANGENOT) les petites vacuoles filamenteuses sont orientées parallèlement au grand axe des cellules, tandis que les petites vacuoles globuleuses sont accumulées contre la paroi proximale des cellules (MANGENOT). Cette disposition polarisée, d'autant plus accusée que la digestion est plus active, indique nettement que ces cellules sont traversées par un flux de matériaux provenant de la protéolyse au niveau de l'extrémité des tentacules. Ainsi, l'état d'agrég-



gation des vacuoles, c'est-à-dire leur existence dispersée, paraît correspondre à des conditions physiologiques différentes : à une sécrétion dans les cellules qui tapissent l'extrémité du tentacule : à une absorption dans les cellules du pédicelle ; mais ces deux processus indiquent l'un et l'autre le passage d'un courant à travers les cellules. Des travaux récents semblent suggérer que les vacuoles subissent une fragmentation analogue chaque fois que les cellules sont en voie d'active sécrétion (MANGENOT, M<sup>lle</sup> PY, THOMAS, GUILLIERMOND), sans qu'on en puisse connaître la raison.

Il est enfin un phénomène à envisager ici, c'est celui de l'instabilité constante des formes des vacuoles. L'observation d'un *Saprolegnia*, sous le microscope en cellules Van TIEGHEM et LE MONNIER dans un milieu nutritif additionné de rouge neutre, a permis de constater ce phénomène dans d'excellentes conditions. Dans les extrémités des filaments en voie de croissance, les vacuoles apparaissent généralement comme de minuscules éléments en forme de grains, bâtonnets ou de filaments. Ces éléments sont entraînés par les courants du cytoplasme qui les déforment constamment. Ils sont susceptibles de se gonfler, de se contracter, de passer de la forme de grains à celle de filaments et inversement, en l'espace de quelques secondes, on les voit se fusionner fréquemment pour constituer d'assez grosses vacuoles rondes qui elles-mêmes peuvent donner naissance, par une sorte de bourgeonnement, à de petites vacuoles, ou se pulvériser tout entières en une multitude de petits éléments qui ensuite s'allongent et s'anastomosent en réseau.

On constate donc ici encore la transformation des grosses vacuoles en réseau ou inversement (fig. 20). Ce n'est qu'un peu plus bas dans le filament que toutes ces vacuoles se fusionnent en un canal vacuolaire (M<sup>lle</sup> CASSAIGNE).

L'observation prolongée de Levures en voie de croissance sans l'aide de coloration vitale a permis de constater que les grosses vacuoles de ces Champignons qui paraissent assez stables sont elles-mêmes sujettes à des déformations. Après une période stable, elles peuvent prendre brusquement des contours irréguliers, anguleux, qui varient sans cesse, se contracter ou se dilater pour revenir ensuite à une forme stable. Souvent on les voit émettre brusquement de longs et minces prolongements qui se rétractent ensuite tandis que la vacuole reprend sa forme sphérique.

L'observation ultramicroscopique des vacuoles des Champignons,

dans le cas où elle est possible grâce à un contour faiblement lumineux de ces éléments, a montré aussi que les vacuoles chondriosomiformes et parfois même les grosses vacuoles offrent fréquemment des mouvements ondulatoires lents de leurs contours. Ces phénomènes semblent dus ici, non seulement à des différences d'imbibition

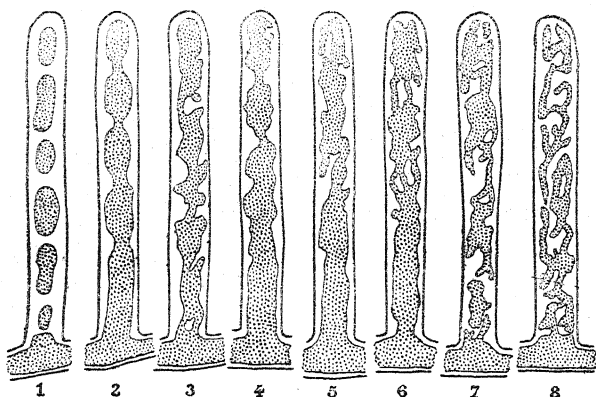


FIG. 20. — Modifications de formes du système vacuolaire d'un *Saprolegnia* observées sous le microscope, dans un même filament, en culture sur bouillon de peptone à 1 %, additionné de 1 mgr. % de rouge neutre, sur cellule VAN TIEGHEM et LE MONNIER. Les vacuoles, d'abord rondes (1), se sont fusionnées en un canal vacuolaire unique (fig. 1 à 6), puis le canal vacuolaire s'est contracté et transformé en réseau (fig. 7 et 8) (d'après M<sup>lle</sup> CASSAIGNE).

entre le cytoplasme et le contenu colloïdal des vacuoles et à des mouvements du cytoplasme, mais encore à des modifications de tension superficielle.

#### ORIGINE DES VACUOLES.

A la suite de ses recherches sur les grains d'aleurone, P. DANGEARD a été amené à se rallier à la théorie de DE VRIES et WENT et à admettre que les vacuoles ne naissent jamais *de novo*, mais proviennent toujours de la division des vacuoles préexistantes et se transmettent par division de cellules en cellules. Seulement ce n'est pas la vacuole elle-même qui se transmettrait, mais la métachromatine que P. A. DANGEARD et P. DANGEARD admettent être la substance constitutive universelle de leur vacuome : celle-ci subsisterait à l'état solide après la disparition de la vacuole dans la graine ainsi que dans les spores des Champignons et, en s'hydratant de

nouveau à la germination reformerait des vacuoles. Cette théorie est difficile à admettre étant donné que l'on sait qu'il n'existe aucune substance chimique caractéristique des vacuoles.

En réalité, il est fort difficile d'étudier l'origine des vacuoles dans les Phanérogames en raison du grand nombre et de la petite taille de ces éléments dans les cellules embryonnaires. On sait d'autre part, d'après ce qui vient d'être dit, que les vacuoles se divisent, se fragmentent. On a constaté d'ailleurs que, pendant la mitose, les vacuoles peuvent se répartir entre les cellules-filles. Mais ni ce fait, ni celui de leur persistance sous forme de grains d'aleurone dans la graine et de leur transmission dans la plantule ne prouvent que les vacuoles ne peuvent naître *de novo*. D'autre part, les faits concernant l'extrême instabilité de forme des vacuoles, qui peuvent, en l'espace de quelques minutes, se pulvériser en minuscules éléments susceptibles de se fusionner bientôt de nouveau, ne permettent guère de considérer les vacuoles comme des individualités de la cellule, incapables de se former *de novo*.

Certains Champignons sont plus favorables à l'étude de l'origine des vacuoles. On voit se former, par exemple, dans le mycélium du *Penicillium glaucum* ou du *Geotrichum lactis*, des rameaux latéraux aux dépens de filaments pourvus déjà des grosses vacuoles et, dans ces rameaux d'abord dépourvus de vacuoles, on voit apparaître de petites vacuoles globuleuses qui ne peuvent guère avoir de relation avec la grosse vacuole du filament qui lui a donné naissance (fig. 12). Il en est de même dans les bourgeons des Levures où l'on voit de petites vacuoles qui ne paraissent pas dériver de la grosse vacuole de la cellule-mère. De ces faits très nets, observés par des colorations vitales, nous avons conclu à la formation *de novo* des vacuoles.

P. DANGEARD nous a objecté avec raison, semble-t-il, que les colorants vitaux peuvent à la longue amener des altérations des vacuoles, comme par exemple la séparation des vacuoles en voie de division. Cet auteur a repris l'étude de la formation des vacuoles dans les Levures et a montré, en suivant le bourgeonnement de ces Champignons en chambre humide, sans coloration vitale, que la grosse vacuole de la cellule-mère émet toujours un fin prolongement dans le bourgeon. L'extrémité de ce prolongement se renfle, se sépare de la vacuole de la cellule-mère et devient la vacuole de la cellule-fille. P. DANGEARD a cherché plus récemment à démontrer

que les vacuoles des zoospores des Algues se transmettent toujours dans le filament issu de leur germination.

Cependant, nous avons constaté dans les *Saprolegnia* en milieu additionné de rouge neutre et observés en cellules Van Tieghem et Le Monnier, que les vacuoles qui, dans les zoospores ont l'aspect de petits grains, se fusionnent pour constituer, au moment de la germination, une seule grosse vacuole, puis, que, dans le tube germinatif, on voit apparaître de petites vacuoles globuleuses qui

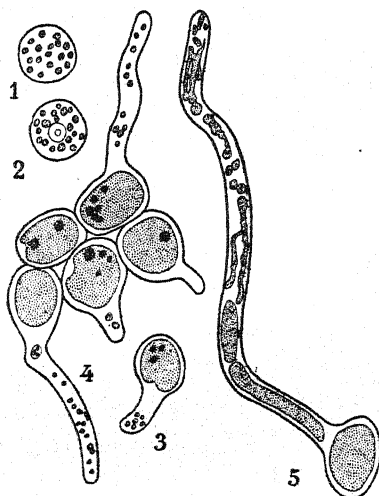


FIG. 21. — Germination des zoospores d'un *Saprolegnia* cultivées sur bouillon de Soja gélosé, additionné de 1 mgr. % de rouge neutre; 1 et 2, Zoospores non germées, montrant leur système vacuolaire constitué par de nombreux corps globuleux colorés par le rouge neutre; dans la fig. 2, on aperçoit le noyau; 2, 3 et 4, Différents aspects du système vacuolaire pendant la germination; les petites vacuoles se sont fusionnées en une seule grosse vacuole dans laquelle le rouge neutre a déterminé la formation de corpuscules fortement colorés, tandis que, dans le tube germinatif, se forment de petites vacuoles rondes et uniformément colorées; celles-ci ensuite (fig. 5) s'allongent en filaments qui s'anastomosent en réseau, puis se fusionnent en grosses vacuoles.

ne paraissent pas dériver de la grosse vacuole de la zoospore (fig. 21). Or, si l'objection de P. DANGEARN est valable pour les colorations vitales réalisées entre lame et lamelle, elle ne l'est évidemment pas dans le cas d'un Champignon que l'on fait croître en milieux additionnés de rouge neutre. M<sup>lle</sup> CASSAIGNE a repris cette étude et a observé, sous le microscope, en cellules Van Tieghem et Le Monnier, en milieu additionné de rouge neutre, l'évolution des vacuoles soit dans les tubes germinatifs, soit dans les

filaments en voie de croissance. Elle a pu voir se former *de novo* de petites vacuoles qui ensuite se fusionnaient pour constituer une grosse vacuole ou s'allongeaient en filaments et s'anastomosaient en réseau (fig. 22). Toutefois, étant donné que l'on admet (CHLOPIN) que, dans les cellules animales, le rouge neutre peut provoquer la formation de vacuoles artificielles et bien que ce phénomène n'ait jamais été observé dans les cellules végétales, il y avait tout de même une objection possible. Aussi M<sup>lle</sup> CASSAIGNE a-t-elle repris les observations de P. DANGEARD sur les Levures observées sans coloration vitale. Or, elle a constaté qu'effectivement la

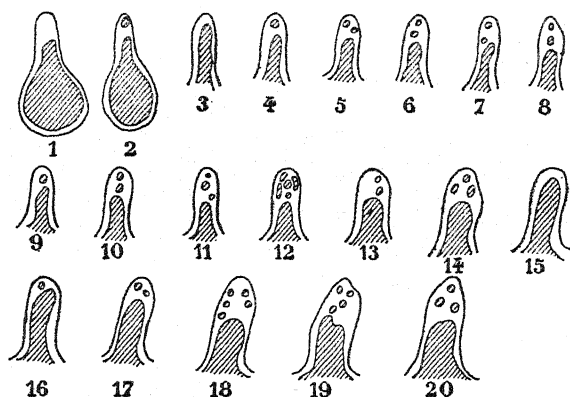


Fig. 22. — Germination d'une zoospore de *Saprolegnia* germant sur bouillon de peptone 1 %, additionné de 1 mgr. % de rouge neutre, en cellule de VAN TIEGHEM et LE MONNIER. Les figures 3 à 20 représentent le tube germinatif. La grosse vacuole de la zoospore pénètre dans le tube germinatif en même temps que se forment à l'extrémité de petites vacuoles qui peuvent ensuite se fusionner (fig. 15) avec la vacuole provenant de la zoospore (d'après M<sup>lle</sup> CASSAIGNE).

vacuole du bourgeon peut provenir d'un bourgeonnement de la vacuole de la cellule-mère, comme P. DANGEARD l'a indiqué, mais que souvent aussi cette vacuole naît *de novo* dans le bourgeon (fig. 23).

Ces observations semblent donc apporter la preuve que les vacuoles se forment *de novo*. Aussi, à la suite de nos recherches, avons-nous proposé une hypothèse pour expliquer la formation des vacuoles. Cette hypothèse s'appuie, d'une part, sur le fait que les substances colloïdales contenues dans les vacuoles sont de natures très variées et, de l'autre, sur celui que le cytoplasme est sans cesse le siège de phénomènes sécrétoires (production de produits de

réserves ou de déchets). Elle suppose que, parmi ces produits, ceux qui sont à l'état colloïdal se sépareraient du cytoplasme sous forme de colloïdes non miscibles avec les colloïdes cytoplasmiques, constituant une phase distincte de ceux-ci; ils apparaîtraient sous forme de petits éléments qui, en vertu de leur consistance semi-fluide et de leur état physique assez semblable à ceux des chondriosomes, seraient soumis aux mêmes lois qui déterminent la forme des chondriosomes, ce qui expliquerait leur ressemblance de forme avec ces éléments. Ces colloïdes seraient doués d'un pouvoir d'imbibition

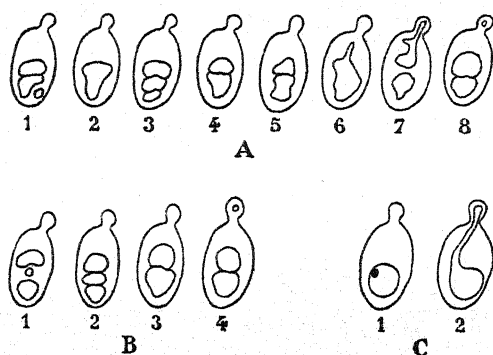


FIG. 23. — Divers modes de formation de la vacuole pendant le bourgeonnement des cellules du *Saccharomyces pastorianus* observés en cellules de VAN TIEGHEM et LE MONNIER, sans coloration vitale : A, 1 à 8, La même cellule observée pendant une heure; les vacuoles de la cellule-mère se sont fusionnées, puis de nouveau fragmentées; l'une des vacuoles provenant de cette fragmentation a envoyé un prolongement dans le jeune bourgeon qui s'est ensuite séparé de cette vacuole pour former la vacuole du bourgeon; B, Même cellule observée dans les mêmes conditions que précédemment; ici la vacuole du bourgeon s'est formée *de novo*; C, Idem; la vacuole du bourgeon résulte ici d'une sorte de bourgeonnement de la vacuole de la cellule-mère (d'après M<sup>lle</sup> CASSAIGNE).

beaucoup plus fort que celui du cytoplasme et, lorsque le cytoplasme a acquis son maximum d'imbibition, l'eau en excès serait absorbée par imbibition dans ces éléments qui se transformeraient peu à peu en véritable solution et constitueraient les vacuoles. Celles-ci pourraient accumuler par adsorption, pendant les divers stades de leur évolution, tous les produits sécrétés par le cytoplasme et capables de former dans la vacuole des solutions ou des pseudo-solutions. Cette hypothèse s'appliquerait au moins à un grand nombre de cas, mais sans doute pas à tous.

## VACUOLES SPÉCIALISÉES.

Les recherches récentes de MANGENOT ont attiré l'attention sur l'existence entrevue et très brièvement signalée autrefois par WENT, A. KLERKER et LLOYD de deux catégories distinctes de vacuoles que l'on observe dans les cellules adultes de nombreux Végétaux. Dans une même cellule, on observe souvent, côte à côte, mais nettement séparées, des vacuoles riches en tanins, très réfringentes, réduisant instantanément l'acide osmique, et d'autres vacuoles dépourvues de tanins, peu réfringentes et sans action sur l'acide osmique. Les dimensions respectives des unes et des autres sont parfois les mêmes ; ou bien encore, les vacuoles à tanin sont beaucoup plus volumineuses que les autres ou inversement plus petites ; elles peuvent affecter, dans ce dernier cas, la forme de filaments ou de petits grains dispersés dans le cytoplasme, autour des autres vacuoles. Les colorants vitaux confèrent à chacune de ces deux catégories de vacuoles des teintes différentes ; le bleu de crésyle, par exemple, colore en bleu ou en vert les vacuoles taniques, en violet ou en rose, les autres vacuoles. Les cellules à vacuoles tannifères spécialisées sont répandues chez un très grand nombre de Végétaux (Légumineuses Mimosées, *Berberis*, *Eucalyptus*, *Oxalis*, *Monotropa Hypopitys*).

BAILEY a retrouvé ces deux catégories de vacuoles, les unes riches en tanin et acides, les autres dépourvues de tanin et présentant un pH élevé dans les cellules cambiales de nombreuses Gymnospermes et Angiospermes arborescentes et MILOVIDOV a signalé leur existence dans les cellules épidermiques des folioles de Rosier.

De plus récentes recherches nous ont permis enfin de constater la présence assez fréquente de ces vacuoles spécialisées dans les cellules épidermiques des feuilles, fruits et fleurs qui renferment des pigments anthocyaniques. L'un des cas les plus curieux nous est offert par l'épiderme des pétales de *Wistaria sinensis* dans lequel toutes les cellules montrent deux catégories de vacuoles bien distinctes : une grosse vacuole centrale et de petites vacuoles périphériques (fig. 24, 8) La grosse vacuole centrale renferme un tanin et un pigment anthocyanique d'un violet rougeâtre ; les petites vacuoles périphériques sont dépourvues de tanin et contiennent une solution très concentrée d'un pigment anthocyanique d'un vio-

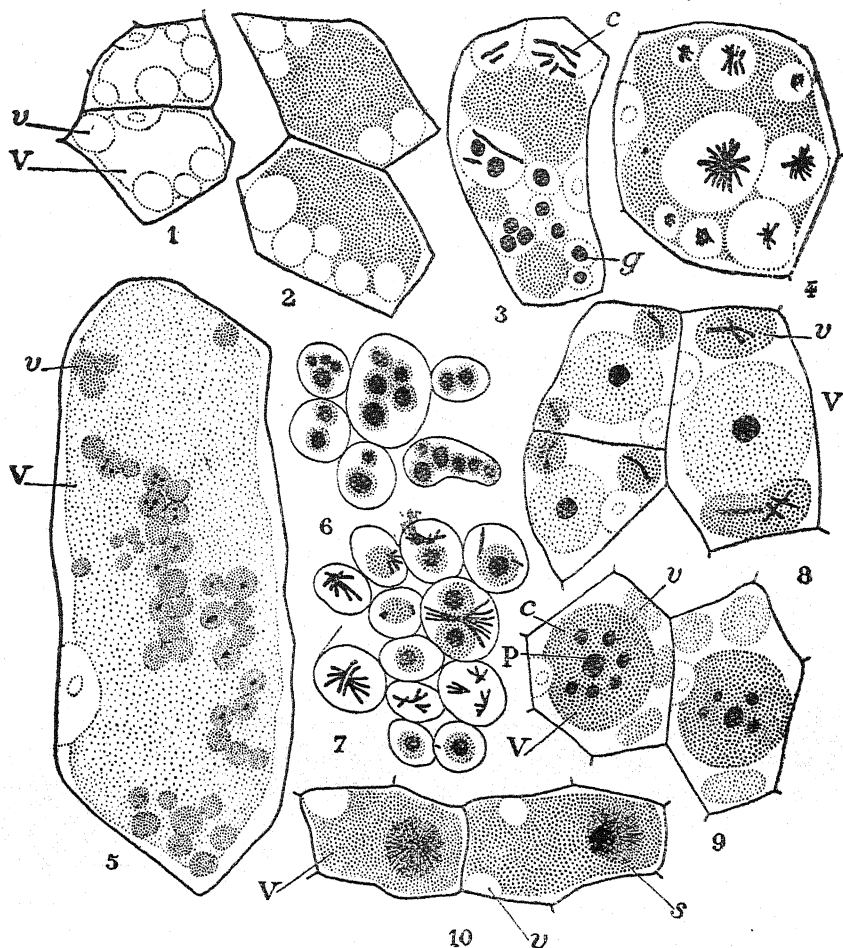


FIG. 24. — 1 à 7, Cellules du fruit de *Rubus fruticosus* : 1, Cellules de l'épicerpe d'un fruit très jeune encore vert ; on y voit, en dehors du noyau, deux catégories de vacuoles : une grosse vacuole centrale incolore (V) et de petites vacuoles (v) également incolores ; 2, Cellules de l'épicerpe au début du rougissement du fruit ; la grosse vacuole renferme déjà un pigment anthocyanique rouge framboise, les petites vacuoles sont incolores ; 3 et 4, Cellules de l'épicerpe d'un fruit mûr ; dans la fig. 3, il y a trois vacuoles à pigment rouge et de nombreuses petites vacuoles renfermant des corpuscules colloïdaux (g) colorés en violet par suite de l'adsorption d'un pigment anthocyanique et souvent des aiguilles cristallines de pigment violet foncé (c) ; dans la fig. 4, on voit une seule grosse vacuole à pigment rouge et des vacuoles plus petites renfermant des cristaux de pigment violet foncé isolés ou groupés autour d'un axe ; 5, Cellule du mésocarpe du même fruit, au moment du rougissement ; la grosse vacuole (V) renferme un pigment rouge framboise en solution diluée ; les petites vacuoles (v), très nombreuses, renferment en solution un pigment rouge brique et de petites granulations colloïdales rouge framboise ; 6, et 7, Aspect des petites vacuoles des cellules du mésocarpe d'un fruit mûr ; ces vacuoles renferment souvent un ou plusieurs gros corps colloïdaux colorés en violet par suite d'adsorption du pigment formé dans le suc vacuolaire ; certaines renferment, en même temps, des cristaux de pigments en forme d'aiguilles, isolés ou groupés en aigrettes ; certaines n'ont que des cristaux ; 8, Cellules de l'épiderme d'un pétale de *Wistaria sinensis* ; on y voit une grosse vacuole centrale (V) renfermant un pigment rouge violacé avec un corpuscule tannique d'un rouge plus



let tirant sur le bleu, susceptible de cristalliser partiellement ou totalement sous forme de longs cristaux aciculaires d'un bleu foncé. Un autre exemple, non moins intéressant, nous est fourni par l'épicarpe et le mésocarpe du fruit de *Rubus fruticosus* dont toutes les cellules possèdent également deux sortes de vacuoles : une grosse vacuole centrale, contenant à la fois du tanin et un pigment rouge cerise, et de petites vacuoles sphériques, extrêmement nombreuses, disséminées dans la couche pariétale du cytoplasme (fig. 24, 1 à 7). Celles-ci sont dépourvues de tanin et forment d'abord un pigment rouge brique, puis à la maturité du fruit, on voit apparaître, dans chacune d'elles, un plus ou moins grand nombre de gros corps colloïdaux de couleur violet foncé qui présentent une structure à zones concentriques et résultent de la précipitation d'un contenu colloïdal qui adsorbe le pigment ; à la maturité, le suc vacuolaire vire du rouge brique au violet pâle, puis se décolore, tandis que se déposent dans l'intérieur de la vacuole, entre les corps colloïdaux, des cristaux (aiguilles ou sphérocristaux) d'un pigment bleu-violacé noirâtre. Dans certaines parties de l'épiderme des pétales d'*Hibiscus Syriacus*, il existe également dans chaque cellule une grosse vacuole centrale, renfermant du tanin et un pigment anthocyannique rouge framboise, et de petites vacuoles périphériques à pigment mauve (fig. 24, 9).

Dans tous les cas que nous venons d'examiner, les deux catégories de vacuoles renferment des substances colloïdales et possèdent la propriété d'accumuler les colorants vitaux, mais il n'en est pas toujours de même. C'est ainsi que dans un très grand nombre de cas (épidermes des feuilles, tiges et pétales de Rosier, des pétales de *Lathyrus odoratus*, *Prunus japonica*, *Camelia japonica*, *Tropæolum majus*, des feuilles de *Canna indica*, (fig. 24, 10), etc.), on trouve constamment, dans chaque cellule, à la fois une grosse vacuole centrale renfermant des tanins ou d'autres substances colloïdales et un pigment anthocyannique, tandis que les petites vacuoles

---

foncé par suite d'adsorption du pigment et de petites vacuoles périphériques renfermant une solution concentrée d'un pigment d'un violet tirant sur le bleu avec des aiguilles cristallines de pigment bleu foncé ; 9, Cellules épidermiques d'un pétale d'*Hibiscus Syriacus* renfermant une grosse vacuole centrale (V) à pigment rouge avec des corpuscules tanniques (P), colorés en rouge plus foncé, et de petites vacuoles périphériques (v) à pigment mauve ; 10, Cellules épidermiques d'une feuille de *Canna indica* ; ces cellules renferment une grosse vacuole (V) à pigment rouge, contenant un gros sphérocrystal (S) de pigment rouge, et une ou plusieurs petites vacuoles (v) périphériques incolores (*in vivo*).

sont incolores et semblent dépourvues de toute substance colloïde ; parfois, elles montrent de minuscules cristaux, animés de mouvements browniens. Dans les cellules allongées de la partie interne du péricarpe charnu de la figure, on retrouve deux catégories de vacuoles présentant des aspects très curieux qui, les unes et les autres, sont de nombre et de taille variables dans chaque cellule. Les unes renferment un pigment anthocyannique d'un rouge violacé avec des substances colloïdales et ont des formes très variées : les plus grosses ont des contours irréguliers, qui leur donnent l'aspect anguleux, les plus petites sont à l'état d'éléments chondriosomiformes. Les autres sont incolores, dépourvues de substance colloïdale, et montrent toutes, quelle que soit leur taille, une forme parfaitement sphérique. Dans ce cas, les vacuoles renfermant des tanins ou d'autres substances colloïdales accumulent les colorants vitaux, tandis que les vacuoles dépourvues de substances colloïdales ne prennent jamais ces colorants, ce qui semble donc bien confirmer que la coloration vitale des vacuoles est due exclusivement à la présence, dans celles-ci, de substances colloïdales. Le cas du péricarpe de figue est particulièrement intéressant parce qu'il nous montre que les contours irréguliers et chondriosomiformes des vacuoles paraissent attribuables à la viscosité de leur contenu, puisque les vacuoles dépourvues de substances colloïdales, qui coexistent avec elles, sont toujours sphériques (fig. 25).

Ces vacuoles spécialisées diffèrent donc essentiellement par leur contenu. Elles paraissent constituer de petits centres où s'accumulent et se transforment divers produits du métabolisme.

Ces vacuoles spécialisées apparaissent de très bonne heure, mais il est difficile de suivre leur origine. Cependant, il semblerait que les petites vacuoles dépourvues de colloïdes résultent, soit d'une modification de certaines vacuoles ordinaires, soit d'une exsudation des vacuoles riches en colloïdes. Quoiqu'il en soit, ces vacuoles une fois formées restent constamment séparées et jamais ne se fusionnent entre elles.

Les cas que nous venons d'examiner semblent être beaucoup plus fréquents dans certains Végétaux inférieurs.

Dans les Algues brunes, on connaît depuis longtemps l'existence d'inclusions d'une substance visqueuse qui ont été désignées sous le nom de grains de fucosane (HANSTEN), ou de physodes (CRATO) et dont la signification morphologique a été l'objet de nombreuses

discussions. Ces inclusions se colorent vitalement comme les vacuoles et existent cependant en même temps que d'autres vacuoles plus grosses et à contenu plus fluide qui prennent également les colorants vitaux ; elles se distinguent de ces dernières par leur coloration qui n'est pas la même : le bleu de crésyle, par exemple, leur donne une teinte bleu verdâtre, tandis que les vacuoles pren-

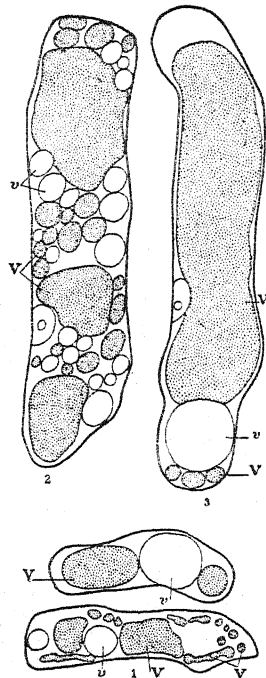


FIG. 25. — Cellules de la partie interne du réceptacle charnu de figue, observées vitalement. On y voit deux sortes de vacuoles ; les unes (V) renferment un contenu colloïdal et un pigment anthocyanique et ont des dimensions et des formes très diverses ; les autres (v), sont dépourvues de substance colloïdale et de pigment ; elles ont des dimensions diverses, mais sont toujours rondes (*in vivo*).

nent une couleur bleu violacé. Ces inclusions renferment, en effet, des tanins pyrocatechiques présentant la réaction de la phloroglucine chlorhydrique, ce qui explique la coloration bleu vert que leur donne le bleu de crésyle. Bien que ces inclusions phénoliques soient toujours séparées des autres vacuoles, même à leur origine, il semble logique de les considérer, avec MANGENOT, comme corres-

pondant à des vacuoles spécialisées au même titre que celles que l'on rencontre dans les Phanérogames où les composés phénoliques sont toujours localisés dans les vacuoles.

Dans des recherches récentes, POISSON et MANGENOT ont décrit, dans *Vampyrella Closteri*, des inclusions à composés phénoliques, voisines des grains de fucosane, qui seules se colorent vitalement et qui coexistent avec d'autres vacuoles qui n'accumulent pas les colorants vitaux.

Dans les Chlamydomonadinées, P. A. DANGEARD et P. DANGEARD enfin ont fait connaître deux sortes d'éléments colorables par les colorants vitaux : de petites vacuoles renfermant une solution concentrée de métachromatine et de minuscules bâtonnets mucifères périphériques. P. A. DANGEARD semble incorporer ces deux catégories d'éléments au vacuome.

L'existence de vacuoles spécialisées nous montre combien il est difficile de définir les vacuoles, puisque celles-ci offrent un contenu essentiellement variable et que certaines peuvent être dépourvues de toute substance colloïdale et ne pas se colorer vitalement. Dans ce dernier cas, les deux propriétés considérées, à la suite des travaux récents, comme caractéristiques des vacuoles, sont en défaut. Il n'est donc pas possible de considérer le vacuome comme une entité morphologique au sens de DANGEARD. Il est difficile, d'autre part, de conserver au terme « vacuole » son sens classique et de le limiter aux inclusions liquides de la cellule puisqu'il est établi maintenant que les vacuoles bien caractérisées de la majorité des Végétaux dérivent d'inclusions semi-fluides, plus consistantes souvent que le cytoplasme lui-même et peuvent passer de nouveau, au cours de l'évolution des cellules, par des phases semi-fluides et même solides. D'ailleurs on a vu que dans certains Végétaux inférieurs, les inclusions qui, par la nature de leur contenu et leur électivité pour les colorants vitaux, correspondent incontestablement aux vacuoles des Végétaux plus évolués, peuvent demeurer constamment à l'état semi-fluide.

Un fait se dégage cependant très nettement de la série de recherches que nous venons de passer en revue, c'est que le protoplasme lui-même, c'est-à-dire la matière vivante, est dépourvue d'affinités pour les colorants vitaux, ce sont seulement les produits résultant de son métabolisme qui accumulent ces colorants. Nous sommes ainsi amenés à revenir à l'idée exprimée par beaucoup

de cytologistes, entre autres par von MÜLLENDORFF, que les colorants vitaux ne se fixent que sur ce que l'on appelle le *deutoplasme* ou *paraplasme*, dans lequel on groupe tous les produits provenant de l'élaboration du protoplasme. Les vacuoles appartiennent à cette catégorie et peut-être conviendrait-il d'englober sous le terme général de système vacuolaire (préférable à celui de vacuome, impliquant l'idée d'une entité morphologique), toutes les inclusions paraplasmiqes du cytoplasme qui ne sont pas de nature lipidique ou tout au moins dans lesquelles les lipides ne constituent pas l'élément essentiel. Ces inclusions sont constituées généralement par des solutions aqueuses de substances colloïdales élaborées par le cytoplasme, non miscibles avec ce dernier et se trouvant à un degré de concentration plus ou moins élevé, mais susceptibles, dans certaines conditions physiques et dans certaines cellules, grâce à leur pouvoir d'imbibition plus fort que celui du cytoplasme, de se diluer et de prendre l'aspect d'inclusions liquides ou vacuoles proprement dites. Cette manière de voir nous permettrait de concevoir la possibilité de formation de vacuoles dépourvues de substances colloïdales et n'ayant aucune affinité pour les colorants vitaux, qui résulteraient de la sécrétion par le cytoplasme de substances cristalloïdes plus avides d'eau que le cytoplasme (1).

En un mot, la vacuole liquide pourrait se former chaque fois qu'un produit de sécrétion à l'état colloïdal ou cristalloïde, plus avide d'eau que le cytoplasme, se déposerait dans la cellule. Le système vacuolaire exprimerait ainsi un état physique, une phase aqueuse séparée du cytoplasme et contenant diverses substances colloïdales ou cristalloïdes du paraplasme, à un degré de concentration plus ou moins élevé, pouvant, selon les conditions de la

---

(1) Il existe dans les Myxomycètes et certains Protozoaires (Amœbiens, Infusoires) des vacuoles digestives qui se colorent également par les colorants vitaux, mais qui se distinguent des vacuoles ordinaires par leur origine exogène : elles résultent de particules alimentaires englobées avec un peu d'eau dans la masse cytoplasmique. Si l'on admet l'hypothèse que nous formulons sur l'origine des vacuoles, il semble que, malgré leur origine exogène, les vacuoles digestives sont à rapprocher des autres, contrairement à l'opinion de VOLKONSKY qui les en sépare radicalement, sous le nom de *gastrioles*. D'autres vacuoles, présentes dans les Algues flagellées et les Protozoaires (Infusoires, Rhizopodes) sont les vacuoles pulsatiles. On ignore encore leur signification ; mais elles semblent se distinguer des vacuoles ordinaires par la complexité de leur structure.

cellule, avoir une viscosité plus ou moins grande et passer de l'état liquide à l'état semi-fluide ou solide.

Si, dans la grande majorité des Végétaux, le système vacuolaire nous apparaît comme une entité morphologique, c'est sans doute parce que leurs cellules subissent une hydratation considérable et que, dès les premiers stades de leur développement, les inclusions paraplasmiques se transforment, par imbibition des colloïdes qu'elles renferment, en vacuoles liquides qui, par confluence, constituent très vite, dans les cellules différenciées, une seule et énorme vacuole. On comprend dès lors que tous les produits du métabolisme susceptibles de former avec l'eau des solutions ou des pseudosolutions se collectent dans cette unique vacuole. Au contraire, dans certains Végétaux inférieurs et dans les Animaux, la cellule ne subirait pas cette hydratation ; les inclusions paraplasmiques resteraient généralement dans le cytoplasme à l'état de solution colloïdale concentrée et il se produirait plus facilement une séparation entre les divers éléments, chacun pouvant avoir un contenu chimique propre.

Cette hypothèse permettrait d'envisager, avec MANGENOT, un rapprochement entre le système vacuolaire et les inclusions lipidiques, autres formations paraplasmiques, susceptibles parfois de se colorer vitalement, parce que les colorants vitaux sont solubles dans les lipides. Ces inclusions formées de graisses neutres et que l'on trouve à peu près constamment dans toute cellule, accumulent tous les produits de sécrétion du cytoplasme capables de se dissoudre dans leur sein (cholestérol, lécithines, essences, pigments carotinoides, etc.). Elles peuvent rester disséminées à l'état de petites inclusions dans le cytoplasme ou se fusionner pour constituer un unique et énorme globule graisseux occupant la presque totalité de la cellule, comme dans les spores de certains Champignons et dans les cellules adipeuses des Animaux.

#### LES VACUOLES DANS LES CELLULES ANIMALES.

Jusque dans ces dernières années, les vacuoles paraissaient propres aux cellules végétales. En dehors des Protozoaires où il existe des vacuoles digestives différentes par leur origine des vacuoles des cellules végétales et où l'on a décrit, dans divers groupes (Sporozoaires et Amœbiens), des vacuoles renfermant de

la métachromatine, on n'avait signalé de vacuoles que dans de très rares cellules où on les considérait comme des formations purement transitoires. C'est ainsi que dans le *Traité de Cytologie* de A. PRENANT, BOUIN et MAILLARD, il n'est même pas question de vacuoles. BOTTAZZI a même nié l'existence des vacuoles dans les cellules animales : selon ce savant, les vacuoles ne se rencontreraient que dans les Protozoaires et les cellules végétales, c'est-à-dire dans les cellules qui ne sont pas plongées, comme celles des Métazoaires, dans un milieu intérieur liquide, de constitution voisine de la leur ; elles trouveraient leur raison d'être dans le fait qu'elles réalisent le milieu intérieur qui manque à ces cellules. Cependant, on sait depuis longtemps que les colorants vitaux, font apparaître, dans la plupart des cellules animales, des inclusions fortement colorées qui ressemblent évidemment aux vacuoles que l'on rencontre dans les cellules embryonnaires des Végétaux. PFEFFER dans ses recherches sur la coloration vitale a montré pour la première fois que le bleu de méthylène colore vitalement, dans les cellules des têtards d'Amphibiens, de petites inclusions cytoplasmiques qui se décolorent lorsqu'on replace les têtards dans l'eau. ARNOLD et, plus récemment, von MÖLLENDORF ont indiqué l'existence, dans la plupart des cellules animales, de petites inclusions colorables par le rouge neutre et les autres colorants vitaux, connues sous le nom de *granula* ou *plasmosomes* et que l'on a eu le tort de confondre longtemps avec les bioblastes de ALTMANN.

On a décrit également, depuis longtemps, dans les cellules glandulaires les plus diverses, la présence d'enclaves désignées sous le nom de grains de sécrétion ou de ségrégation qui se colorent par le rouge neutre et qui n'ont rien d'analogue dans les cellules végétales. Les grains de Claude BERNARD des cellules pancréatiques nous en offrent un exemple caractéristique. J. RENAUT a montré que beaucoup de ces grains de sécrétion sont circonscrits dans de petites vacuoles dont le suc seul fixe le rouge neutre, le grain lui-même demeurant incolore (sécrétion rhagiocrine), tandis que dans d'autres cas, le grain se présente sous forme d'une petite vacuole se colorant uniformément par le rouge neutre (sécrétion plasmocrine).

Les travaux récents de PARAT et de PAINLEVÉ, suggérés par les résultats obtenus par les botanistes, confirmés ensuite par un grand nombre d'auteurs, ont démontré que ces grains de sécrétion,

ainsi que les granula de ARNOLD qui leur sont homologables, se rencontrent dans toutes les cellules animales et sont assimilables au système vacuolaire des cellules végétales. Ils correspondent soit à de petites vacuoles à contenu colloïdal concentré et se colorant uniformément par les colorants vitaux, pouvant même, dans certains cas, présenter à certains stades la forme de bâtonnets ou de filaments comme dans les glandes salivaires de la larve du *Chironomus*, soit à des vacuoles fixant d'abord les colorants de manière homogène et dans lesquelles le contenu colloïdal, en se concentrant de plus en plus, se précipite sous forme d'un grain ne se colorant pas vitalement et qui, peu à peu, grossit et finit par occuper toute la vacuole, comme c'est le cas pour les grains de Claude BERNARD des cellules pancréatiques (fig. 26). Il n'y aurait donc pas une différence essentielle entre la sécrétion plasmocrine et la sécrétion rhagiocrine, la première correspondant au stade initial de l'évolution de la vacuole et la seconde au stade terminal. C'est par un processus analogue que se formeraient les grains de vitellus qui dériveraient de vacuoles dont le contenu colloïdal se concentrerait de plus en plus et, à la suite d'une désimbibition analogue à celle qui amène la formation des grains d'aleurone, se transformeraient en corpuscules solides et ne prenant plus les colorants vitaux. Parfois, enfin, mais assez rarement, on peut trouver dans les cellules animales de grosses vacuoles tout-à-fait comparables à celles des cellules végétales (cellules de soutien des tentacules de *Spirographis*, cellules acides du sang des Ascidies).

Il résulte donc de ces travaux, qu'il existe dans les cellules animales un système vacuolaire comparable à celui des cellules végétales, mais qui, dans la plupart des cas, est représenté par de minuscules vacuoles à contenu colloïdal concentré et comparables à celles que l'on rencontre dans les cellules embryonnaires des Végétaux supérieurs, dans certaines Algues (Euglènes, Chlamydomonadinées, Péridiniens), dans les grains de pollen et les spores des Champignons. Il résulte, également, des travaux de PARAT que ce sont ces vacuoles, souvent colorables par les méthodes mitochondriales et se superposant aux chondriosomes, qui ont été prises pour des formes dérivées de chondriosomes et ont amené les cytologistes à admettre que la plupart des grains de sécrétion résultent de la transformation de ces éléments. PARAT et PAINLEVÉ, puis VOLKONSKY, HALL etc., ont réussi à obtenir la



double coloration vitale de ces deux formations, par un mélange de vert Janus et de rouge neutre, qui teint les chondriosomes en bieu et les vacuoles en rouge (fig. 26).

Si nous rapprochons ces faits de ceux que nous avons constatés

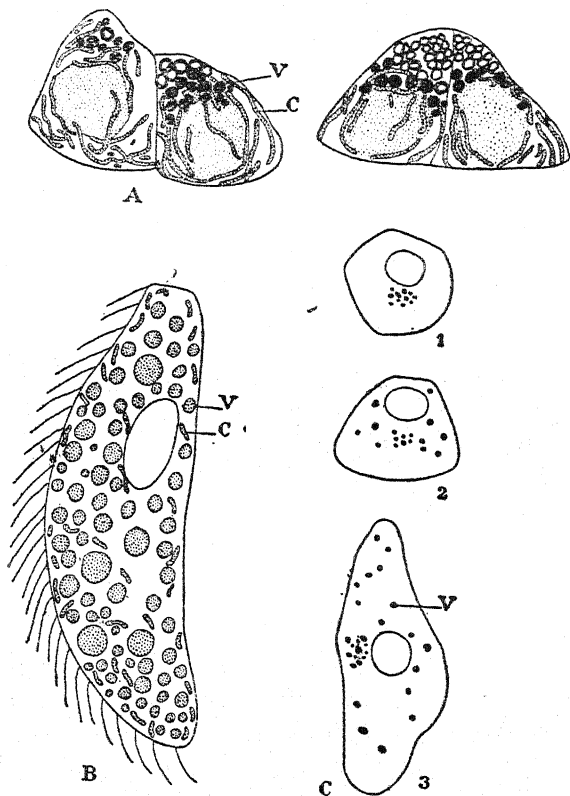


FIG. 26. — A, Cellules pancréatiques de *Rana esculenta*, colorées par un mélange de rouge neutre et de vert Janus ; on y voit le chondriome formé par des chondriocontes (c), colorés par le vert Janus, et les vacuoles (v), colorées par le rouge neutre ; celles-ci, d'abord colorées d'une manière homogène, forment par condensation de leur contenu colloïdal des grains incolores (grains de CL. BERNARD) qui restent entourés par une zone périphérique colorée (d'après PARAT). B, Cellules de *Dicyemenea lamelii*, colorées vitalemment par le rouge neutre et le vert Janus ; C, Chondriosomes colorés par le vert Janus ; V, Vacuoles, colorées par le rouge neutre (d'après NOUVEL) ; C, 1 à 3, Evolution du système vacuolaire dans les cellules périphériques du tronc de l'embryon de *Pseudocyema truncatum*. Les vacuoles punctiformes (V) sont colorées vitalemment par le rouge neutre (d'après NOUVEL).

dans les cellules végétales, nous pourrions supposer que la formation de ces vacuoles serait liée au phénomène sécrétoire lui-même : un grain de sécrétion né dans le cytoplasme serait le point de dé-

part d'une vacuole par imbibition de la substance colloïdale dont il est formé, puis cette vacuole deviendrait le centre d'accumulation d'autres produits colloïdaux et ceux-ci, en se transformant et en se condensant, donneraient naissance au produit définitif. Il y aurait ainsi une complète homologie entre les phénomènes sécrétoires dans les cellules végétales et dans les cellules animales avec cette différence que dans les cellules végétales, les vacuoles étant généralement plus hydratées, le produit sécrété reste le plus souvent à l'état de solution colloïdale dans la vacuole et n'apparaît à l'état de corpuscule que lorsqu'il est précipité par les colorants vitaux et les fixateurs ; une autre différence réside également dans le fait que, dans les cellules animales, les vacuoles, au lieu d'être disséminées dans tout le cytoplasme, sont généralement disposées à l'un des pôles de la cellule, c'est-à-dire polarisées, comme on dit, ce qui s'explique étant donné que le produit est souvent destiné à être excrété hors de la cellule. Toutefois dans les cellules animales, l'étude du système vacuolaire est beaucoup plus délicate que dans les cellules végétales, car il semble démontré que les colorants employés à une dose un peu élevée sont susceptibles d'amener la production de vacuoles artificielles. (CHLOPIN).

L'ensemble de ces travaux a jeté une vive lumière en cytologie générale. Il nous montre l'existence de vacuoles présentes, dans toute cellule, au même titre que les chondriosomes. Cependant à ce point de vue, ces vacuoles ne peuvent être en aucune manière comparées aux éléments du chondriome. Il y a lieu de les considérer comme n'ayant aucune permanence, aucune individualité fixe, et transmissible de génération en génération. « Seul, le groupement importe, seul le vacuome est une entité, expression d'un équilibre cellulaire, chaînon du métabolisme, « phase aqueuse » dont les éléments disparaissent et sont remplacés par d'autres » (PARAT) (1).

---

(1) On a cherché à évaluer le  $pH$  des vacuoles des cellules animales, soit au moyen de colorations vitales au rouge neutre (les indicateurs de  $pH$ , tous colorants acides, étant très toxiques et ne pénétrant que difficilement dans les cellules vivantes) (PARAT, POLICARD), soit par microinjection d'indicateurs de  $pH$  (RAPKINE et DAMBOVICEANU, PARAT). Les chiffres obtenus sont 6, 5 (PARAT, POLICARD) et 2, 8 (RAPKINE et DAMBOVICEANU).



## II

### L'APPAREIL DE GOLGI ET LES CANALICULES DE HOLMGREN DANS LEURS RAPPORTS AVEC LE SYSTÈME VACUOLAIRE

---

#### CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE L'APPAREIL DE GOLGI.

A l'aide des méthodes à imprégnation par le nitrate d'argent, GOLGI (1898) a mis en évidence, dans le cytoplasme des cellules nerveuses (cellules de Purkinje et ganglions intervertébraux de

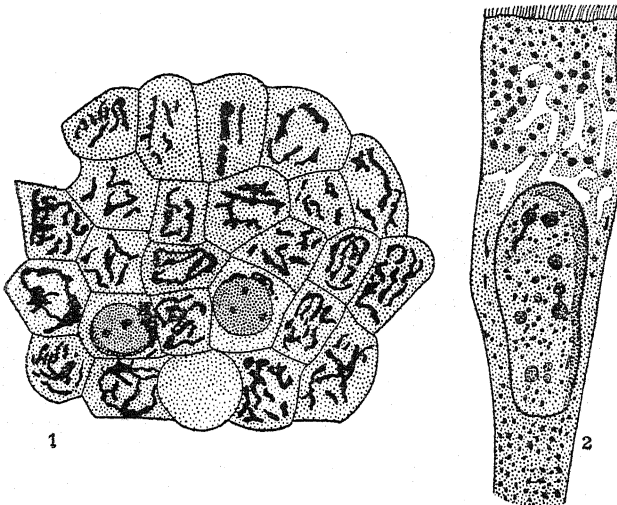


FIG. 27. — 1, Appareil de GOLGI dans les cellules des villosités intestinales de *Erinaceus europæus* (méthode argentique), d'après CORTI ; 2, Cellule intestinale de *Bombinator* montrant ses canalicules de HOLMGREN (d'après CHAMPY).

*Strix flammea*), la présence d'un réseau de filaments très fins auquel on a donné le nom d'appareil réticulaire interne de Golgi (fig. 27 et 28). Cette formation a été l'objet d'importantes études de

CAJAL. KOPSCH montra ensuite que l'appareil de Golgi peut également être mis en évidence par une imprégnation prolongée dans une solution d'acide osmique à 40°.

Cette dernière méthode a l'avantage sur la précédente d'être d'un emploi beaucoup plus facile, car elle ne donne pas lieu, comme elle, à de nombreux succès. Aussi a-t-elle été le point de départ d'un grand nombre de travaux qui ont permis de déceler, dans la plupart des cellules animales, des formations que l'acide osmique fait apparaître en noir comme l'appareil de Golgi décrit par GOLGI

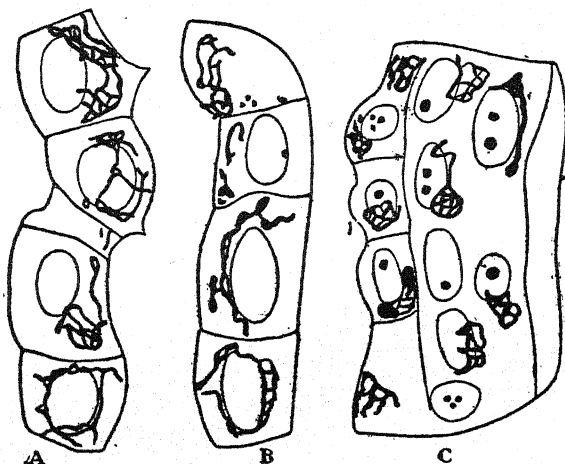


FIG. 28. — Divers aspects de l'appareil de Golgi dans les cellules thyroïdes de Cobaye (d'après E. V. COWDRY).

et CAJAL, et que, malgré leur aspect morphologique très varié, on a assimilé à l'appareil de Golgi, par le seul fait qu'elles se colorent par cette méthode comme cet appareil. Ces formations ne sont généralement pas représentées par un réseau, mais par de petits éléments dispersés dans le cytoplasme et qui apparaissent sous forme de corps ronds ou ovoïdes constitués par une substance chromophile entourée d'une substance chromophile souvent plus épaisse d'un côté que de l'autre. Elles sont connues sous le nom de *dictyosomes* ou *éléments de Golgi*.

Beaucoup de cytologistes pensent aujourd'hui que l'appareil de Golgi est une formation permanente du cytoplasme, au même titre que le chondriome, et l'on a décrit, pendant les mitoses, une répartition des éléments de Golgi, entre les cellules-filles, qui a reçu le nom de *dictyocinèse* (PERRONCITO). On tend à admettre

que l'appareil de Golgi serait le centre de l'élaboration des produits du métabolisme (BOWEN, HIRSCHLER, BEAMS, etc). Bref, il aurait le rôle qu'on a attribué successivement à l'ergastoplasme et au chondriome et, à ce point de vue, l'appareil de Golgi a peu à peu supplanté le chondriome.

Cependant l'appareil de Golgi n'est pas comme le chondriome une formation bien définie : il n'est pas visible sur le vivant, ni décelable par la microdissection (KITE et CHAMBERS) et ne peut être mis en évidence que par des méthodes brutales qui, nous le verrons, n'ont rien de spécifique. Morphologiquement, il est si mal caractérisé que BOWEN a pu dire : « L'appareil de Golgi est avant tout une substance, un appareil cellulaire dont le modelage n'a qu'un intérêt secondaire ». Une telle définition ne pourrait être acceptable que si l'appareil de Golgi était constitué par une substance bien définie. Or, on ignore complètement sa nature chimique et il n'est même pas caractérisé par un ensemble de propriétés de fixation et de coloration. Il n'est pas certain d'ailleurs que les images que l'on obtient par l'acide osmique correspondent toujours à celles que donnent les méthodes argentiques et il n'a été donné aucune preuve que les dictyosomes sont réellement homologables au réseau de Golgi. Aussi, ne peut-on s'étonner que certains cytologistes prudents aient émis des doutes sur la réalité de l'existence de l'appareil de Golgi (HENNEGUY, CIACCIO). Sans aller jusque là, on ne peut s'empêcher de penser que sous ce nom, on a réuni des formations très diverses et une première remarque s'impose, c'est qu'il y a lieu, de distinguer le réseau de Golgi et de Cajal obtenu à l'aide des méthodes argentiques et les dictyosomes mis en évidence ensuite par les méthodes osmiques, formations qui sont peut-être de signification toute différente.

#### LES CANALICULES DE HOLMGREN.

HOLMGREN a décrit, d'autre part, dans certaines cellules animales, à l'aide de méthodes spéciales, un réseau de canalicules hyalins et incolores, se détachant à l'emporte pièce dans le cytoplasme dense et coloré. Cet appareil désigné sous le nom de *canalicules de Holmgren* ou *canalicules du suc* ou *trophosponge* a été retrouvé ensuite dans un grand nombre de cellules animales (fig. 27, 2). HOLMGREN l'avait considéré d'abord comme un système de cana-

licules intracellulaires s'ouvrant librement à l'extérieur et servant aussi bien à l'entrée des suc nutritifs qu'à la sortie des produits du métabolisme hors de la cellule. Toutefois, à la suite de nouvelles recherches, ce savant fut conduit à nier toute communication de ces canalicules avec des parties quelconques des espaces péricellulaires et les tint pour des formations complètement séparées de la circulation lymphatique, probablement assimilables au réseau de Golgi. Il est cependant certain qu'une partie des formations décrites par HOLMGREN correspond à des canalicules communiquant avec l'extérieur, comme l'avait d'abord admis ce savant. Mais, nous réservons ici exclusivement ce terme pour les formations qui ont été décrites par CAJAL, sous le nom couramment utilisé depuis par de nombreux cytologistes, d'*appareil de Golgi-Holmgren*.

#### RELATIONS DU SYSTÈME VACUOLAIRE AVEC LES APPAREILS DE GOLGI ET DE HOLMGREN.

L'étude du système vacuolaire dans les cellules végétales a orienté la question dans une voie nouvelle et, par là, a contribué à éclaircir un important problème de cytologie générale.

Bien avant que l'on connût l'origine des vacuoles et la propriété de celles-ci d'accumuler les colorants vitaux, BENSLEY (1910), avait réussi à mettre en évidence, dans les cellules du méristème de la racine d' *Allium Cepa*, la présence de canalicules de Holmgren et avait constaté leur transformation en vacuoles au cours de la différenciation cellulaire.

Dès nos premières recherches sur le système vacuolaire des Végétaux, frappé par la ressemblance des jeunes vacuoles filamenteuses et réticulaires dans les cellules embryonnaires avec les formations connues sous le nom d'appareil de Golgi dans les cellules animales, nous avons formulé l'hypothèse que ces dernières pourraient bien correspondre à un système vacuolaire analogue à celui des cellules végétales. D'autre part, nous avons montré que, par la méthode de Regaud, les jeunes vacuoles filamenteuses et réticulaires se traduisent par un réseau de canalicules incolores au sein du cytoplasme teint en gris et présentant tout à fait l'aspect des canalicules de Holmgren. Cela nous avait amené à penser que les appareils de Golgi et de Holmgren ne seraient peut-être qu'une seule forma-

tion correspondant à certaines phases d'un système vacuolaire analogue à celui des cellules végétales.

Un peu plus tard, avec MANGENOT, nous avons cherché à vérifi-

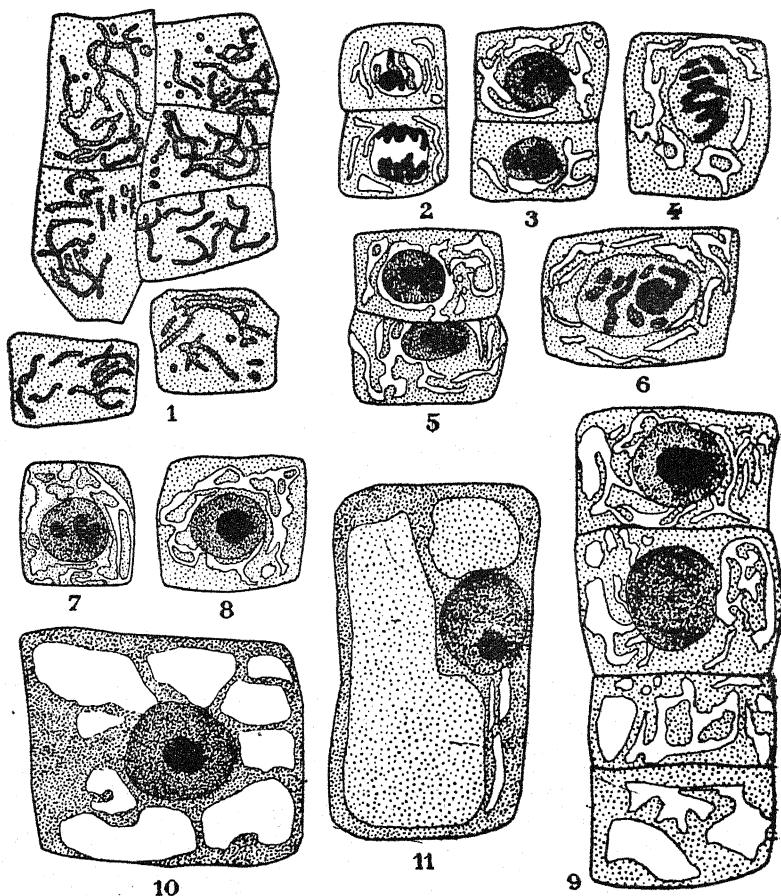


FIG. 29. — Cellules de la racine d'Orge : 1, Cellules du méristème colorées vitalemment par le rouge neutre ; on y voit le système vacuolaire fortement coloré et avec l'aspect de filaments plus ou moins anastomosés en réseau ; 2 à 9, Cellules du méristème dans une coupe traitée par la méthode de BENSLEY ; le système vacuolaire offre l'aspect de l'appareil de HOLMGREN ; 10 et 11, Cellules en voie de différenciation traitées par la même méthode ; l'appareil de HOLMGREN s'est transformé en grosses vacuoles.

fier cette hypothèse dans les cellules du méristème de la racine d'Orge qui, nous l'avons vu, présentent de petites vacuoles filamenteuses très caractéristiques et faciles à mettre en évidence par une coloration vitale au rouge neutre. En traitant ces cellules

par la méthode préconisée par BENSLEY pour la détection des canalicules de Holmgren, nous avons réussi à obtenir effectivement un appareil de Holmgren bien caractérisé, se détachant à l'emporte pièce sur le fond gris du cytoplasme et qui, dans les cellules en voie de différenciation, se gonfle pour se transformer, dans les cellules adultes, en grosses vacuoles (fig. 29). D'autre part, en traitant la même racine par les méthodes à imprégnation argentique, qui ont servi à GOLGI à mettre en évidence son appareil réticulaire, nous avons obtenu dans les cellules du méristème un

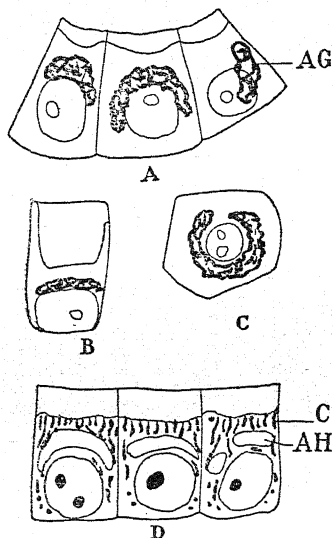


FIG. 30. — Cellules épithéliales de l'intestin de *Mus decumanus albinus* : A à C, Cellules montrant leur appareil de GOLGI obtenu par la méthode argentique (AG); D, Cellules traitées par la méthode de REGAUD; l'appareil de GOLGI apparaît en négatif avec l'aspect de l'appareil de HOLMGREN (AH). Dans le cytoplasme, on aperçoit les chondriosomes (C) (d'après CORTI).

réseau semblable à celui de GOLGI et correspondant exactement à l'appareil de Holmgren obtenu par les méthodes de Bensley et aux phases filamenteuses et réticulaires du système vacuolaire telles qu'elles apparaissent après coloration vitale au rouge neutre.

Ces données qui paraissent vérifier notre hypothèse furent ensuite confirmées par les travaux de cytologie animale de CORTI (fig. 30), puis de PARAT et PAINLEVÉ dont il sera question plus loin. A la suite de ces travaux, nous avons étendu nos recherches à un grand nombre de Végétaux appartenant aux groupes les plus



variés qui confirmèrent et complétèrent nos premiers résultats. L'étude du système vacuolaire dans les plantules de Pois nous donna notamment des résultats particulièrement suggestifs (fig. 31). Dans les cellules du méristème de la racine, on obtient en effet, par les méthodes argentiques, un appareil réticulaire tout à fait caractéristique, et l'on constate, que pendant la différenciation cellulaire, le réseau se gonfle et se transforme en nombreuses petites vacuoles rondes renfermant chacune un précipité fortement

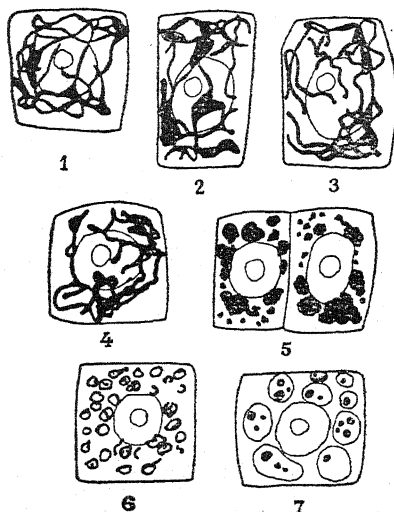


FIG. 31. — Différents stades de l'évolution du système vacuolaire dans la racine de Pois, dans une préparation traitée par la méthode de DA FANO ; le système vacuolaire est d'abord sous forme d'un réseau fortement imprégné par l'argent (1 à 4) ; les filaments de ce réseau se fusionnent ensuite pour constituer de petites vacuoles uniformément colorées (5), tantôt présentant l'aspect de dicytosomes ; dans la fig. 7, les vacuoles déjà plus grosses renferment de gros précipités argentophiles.

noirci par l'argent et disposé en croissant sur le bord de la vacuole qui présente ainsi l'aspect des éléments de Golgi ou dictyosomes. Enfin, dans les régions différenciées, on voit les vacuoles se gonfler et confluer pour former de grosses vacuoles contenant un plus ou moins grand nombre de corpuscules noircis par un dépôt d'argent métallique. On obtient donc avec les méthodes argentiques des images absolument superposables à celles que fournissent les colorations vitales au rouge neutre. Ces méthodes conservent

les éléments filamenteux et réticulaires du système vacuolaire sur lesquels se dépose l'argent métallique qui leur donne une coloration noire homogène et, dans les vacuoles, provenant de l'hydratation de ces éléments, les mêmes méthodes déterminent la précipitation du contenu colloïdal sous forme de corpuscules sur lesquels se dépose l'argent métallique. Les méthodes argentiques nous ont permis également de mettre en évidence les grains d'aleurone en voie de transformation en vacuoles, qui se gonflent et prennent d'abord des formes filamenteuses ayant une tendance à s'anastomoser, puis ensuite l'aspect de grosses vacuoles rondes, renfermant dans leur intérieur de nombreux corpuscules argento-philés (fig. 32).

Quant à la méthode de Bensley, elle fait apparaître, dans les

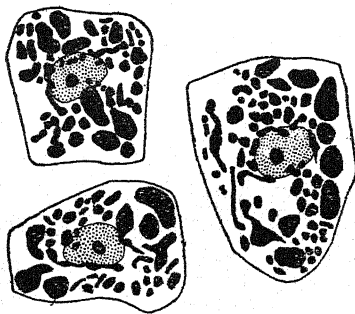


FIG. 32. — Cellules épidermiques des cotylédons de Pois, au début de la germination, traitées par la méthode de DA FANO : les grains d'aleurone sont fortement imprégnés et certains présentent des aspects filamenteux.

cellules du méristème de la racine, des canalicules de Holmgren bien caractérisés qui, dans la région de différenciation, se transforment graduellement en grosses vacuoles.

Des résultats aussi schématiques ont été obtenus dans un *Saprolegnia* : la méthode de Bensley a fait apparaître les figures réticulaires du système vacuolaire dans les extrémités des filaments sous forme d'un appareil de Holmgren et les méthodes argentiques leur ont donné l'aspect caractéristique d'un appareil de Golgi se transformant plus bas en un canal vacuolaire contenant de nombreux corpuscules argentophiles (fig. 33).

Les méthodes argentiques nous ont donné des résultats semblables dans d'autres Champignons (*Endomyces Magnusii*, Levures

etc...) dans lesquels les vacuoles ne présentent pas de formes filamenteuses, mais débutent par de petits éléments ronds, rem-

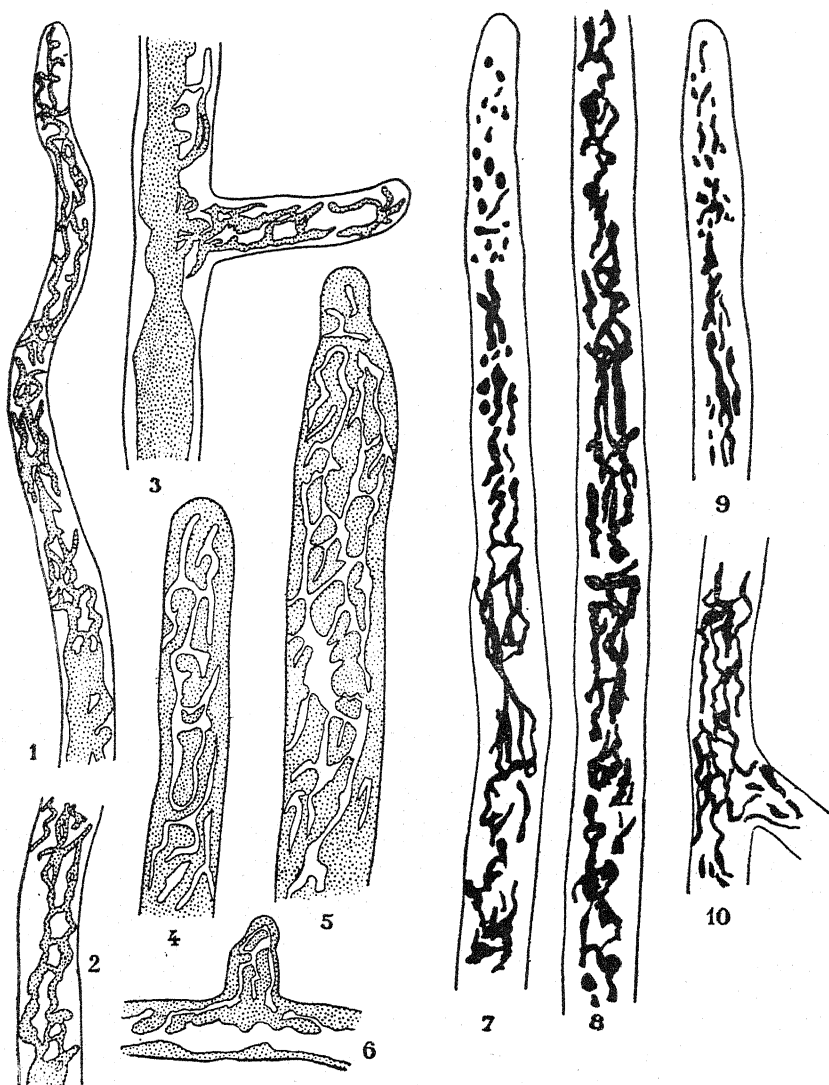


FIG. 33. — Filaments de *Saprolegnia* : 1 à 3, Extrémité de filaments en voie de croissance, colorés vitalement par le rouge neutre; le système vacuolaire apparaît sous forme d'un fin réseau qui, dans les régions plus différenciées, tend à se transformer en un canal vacuolaire; 4 à 6, Extrémités de filaments traitées par la méthode de BENSLEY; le système vacuolaire présente l'aspect des canalicules de HOLMGREN; Fig. 7 et 9, Idem., traitées par la méthode de DA FANO (imprégnation argentique); le système vacuolaire est imprégné par l'argent et présente l'aspect du réseau de GOLGI; 9 et 10, Id., traitées par la méthode de KOLATCHEV (imprégnation osmique): le système vacuolaire est fortement noirci.

plis de métachromatine ; elles font apparaître les jeunes vacuoles avec un corps argentophile accolé en croissant sur un côté de la vacuole et avec l'aspect de dictyosomes, tandis qu'elles déterminent, dans les vacuoles plus grosses provenant de leur confluence, la précipitation de nombreux corpuscules argentophiles correspondant aux corpuscules métachromatiques. Les images obtenues sont donc ici encore en tous points semblables à celles que donne le rouge neutre. Les imprégnations argentiques mettent également en évidence les corpuscules métachromatiques des Algues (Conferves) et des Bactéries.

Ces recherches, faites au moyen des méthodes argentiques rigoureusement contrôlées par l'observation vitale dans des cellules très favorables à celle-ci, établissent donc que les vacuoles, quel que soit leur contenu (1), ont la propriété de réduire le nitrate d'argent et de donner lieu à la production à leur intérieur de particules d'argent métallique fournissant des images analogues à celles que produisent les colorants vitaux. Par contre, elles nous ont montré que les méthodes argentiques, quoique très électives pour les vacuoles, ne sont pas spécifiques et peuvent parfois imprégner aussi le chondriome (chondriosomes et plastes) et même les chromosomes, donnant de superbes figures de mitose, mais elles ne déterminent aucune altération des chondriosomes et des plastes, en sorte qu'il n'est pas difficile de les reconnaître.

Les méthodes osmiques que nous avons employées, en même temps, nous ont donné, au contraire, des résultats bien moins spécifiques. Ces méthodes noircissent fortement les vacuoles filamenteuses et réticulaires renfermant des tanins, mais, dans tous les autres cas, elles imprègnent exclusivement le chondriome (chondriosomes et plastes), si la durée de l'imprégnation ne dure pas plus de huit jours ; si l'imprégnation est prolongée pendant quinze jours, elles déterminent une altération plus ou moins profonde du chondriome ; l'altération consiste en la vésiculation des chondriosomes et des plastes et parfois même en l'anastomose des chondriocontes vésiculisés en un fin réseau qui présente l'aspect du réseau de Golgi ; le plus souvent, elles imprègnent, en même

---

(1) Cette propriété n'est pas due à la présence des tanins ou d'autres composés phénoliques si fréquents dans les vacuoles des Phanérogames, car elle se manifeste aussi bien dans les vacuoles dépourvues de ces produits.

temps, le système vacuolaire en lui donnant l'aspect du réseau de Golgi ou de dictyosomes, selon la forme qu'il revêt et déterminent la production de précipités noirs dans les vacuoles plus évoluées. On peut facilement obtenir la décoloration plus ou moins complète des éléments du chondriome par un traitement au permanganate de potassium et le système vacuolaire conserve seul sa teinte noire.

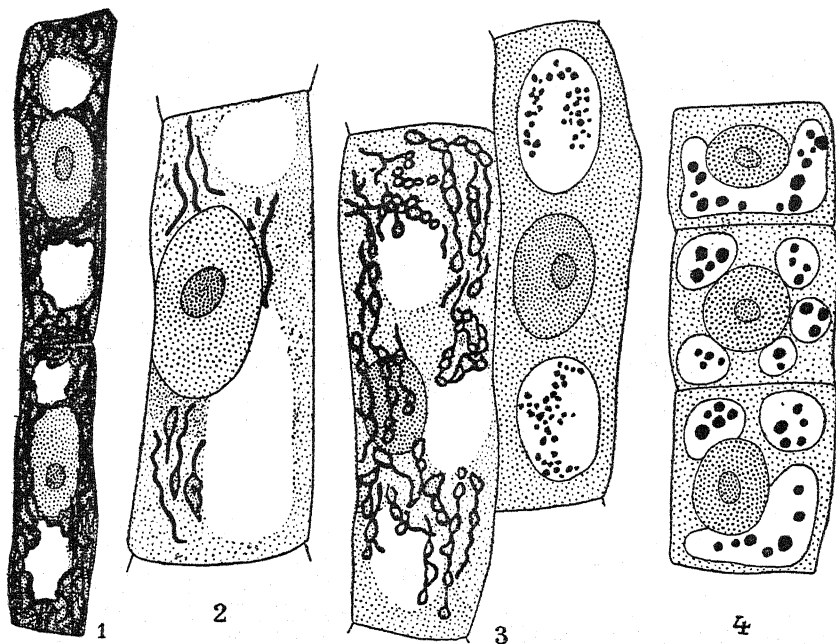


FIG. 34. — Divers types de cellules obtenus dans la coupe d'une même racine de Pois traitée par la méthode de KOLATCHEV : 1, Cellules du cylindre central dans lesquelles le cytoplasme fortement noirci présente une structure réticulaire ; 2, Cellule du parenchyme cortical dans laquelle les chondriosomes sont assez bien conservés et fortement noircis par l'osmium ; quelques-uns sont cependant vésiculisés ; 3, Deux cellules contiguës montrant deux types très différents d'imprégnation ; dans la cellule de gauche, le chondriome (chondriosomes et plastides) est seul noirci et fortement vésiculisé ; dans la cellule de droite l'imprégnation porte exclusivement sur des précipités vacuolaires ; 4, Cellules en voie de différenciation de la partie supérieure du méristème dans lesquelles il n'y a de noirci que des précipités vacuolaires.

Mais ces imprégnations sont très irrégulières et il n'est pas rare d'observer, côte à côte, dans une même coupe, des cellules où le chondriome est seul noirci et d'autres où l'imprégnation porte à la fois sur le chondriome et le système vacuolaire ou exclusivement sur ce dernier (fig. 34). Dans certaines cellules, les méthodes

osmiques peuvent provoquer une altération profonde du cytoplasme (sorte de démasquage des lipoides) qui apparaît avec une structure réticulaire fortement noircie. Enfin, dans les cellules en voie de mitose, ces méthodes font apparaître, autour et aux pôles du fuseau achromatique, un système de fibrilles observé par NASSONOV et qui paraît être aussi un artifice de préparation. Ces résultats démontrent donc que les méthodes osmiques constituent une technique dangereuse, susceptible de provoquer les plus graves erreurs.

Ces faits semblent indiquer que les imprégnations par l'argent ne sont pas en relation avec la nature chimique des substances colloïdales contenues dans les vacuoles, mais correspondent à une propriété de ce métal de se déposer dans les lacunes du cytoplasme, comme l'admettent CORTI et PARAT et, effectivement, il est curieux de constater, comme nous l'avons fait et comme l'a confirmé de DA CUHNA, que les méthodes argentiques déterminent toujours, dans les grains d'amidon, des dépôts d'argent métallique entre les zones concentriques d'accroissement et aussi suivant des stries rayonnant autour du hile, faisant ainsi apparaître la structure du grain d'amidon. Il semble en être de même pour l'osmium car, en dehors des cellules épidermiques des Liliacés qui contiennent dans leurs vacuoles une substance qui se rapporte à un complexe lécithine-phytostérol (REILHES), la présence des lipides dans les vacuoles des Végétaux supérieurs n'a jamais été constatée (1). Il est à noter, cependant, que les imprégnations du système vacuolaire réussissent toujours beaucoup plus facilement chaque fois que celui-ci renferme des tanins qui, on le sait, ont la propriété de réduire l'argent.

Ainsi, ces recherches rendent très vraisemblable que l'appareil de Golgi type, décrit dans les cellules animales, c'est-à-dire le réseau, de même que certains dictyosomes, doivent correspondre à un système vacuolaire comparable à celui des cellules

---

(1) Cette propriété du contenu des vacuoles de réduire l'acide osmique après un traitement très prolongé par celui-ci ne nous paraît avoir aucune signification au point de vue de la nature chimique du contenu des vacuoles. Remarquons d'ailleurs qu'il arrive fréquemment que le noyau lui-même soit noirci par cette méthode. Toutefois, de récents travaux ont montré la présence, dans les vacuoles de certaines cellules végétales, de lipides (phospholipides) qui pourrait expliquer, dans certains cas, le noircissement des vacuoles par les méthodes osmiques (REILHES, GUILLIERMOND, GAUTHERET).

végétales, mais elles semblent laisser prévoir aussi que beaucoup de formations de Golgi obtenues par les méthodes osmiques peuvent se rapporter au chondriome altéré ou à une superposition du chondriome et du système vacuolaire.

Si nous passons en revue les divers travaux effectués dans les cellules végétales en vue d'y déceler un appareil de Golgi, nous voyons que tout ce qui a été décrit comme tel se rapporte soit au système vacuolaire, soit au chondriome (chondriosomes et plastes). C'est ainsi que SANCHEZ y SANCHEZ, LUELMO, DA CUNHA F. M. SCOTT et ZIRKLE ont obtenu, par les méthodes argentiques, de superbes réseaux de Golgi, qui correspondent au système vacuolaire dans ses phases filamenteuses et réticulaires. DREW, au contraire, a figuré dans la racine d'*Allium Cepa*, sous le nom d'appareil de Golgi, à l'aide des méthodes argentiques, des éléments qu'il est facile de rapporter au chondriome, car ils correspondent exactement à ce que l'on obtient par les méthodes mitochondriales. D'autre part, BOWEN, puis BRONTE GATENBY et ses collaborateurs ont décrit, dans les cellules végétales les plus diverses, traitées par les méthodes osmiques, des éléments en forme d'anneau qu'ils tiennent pour distincts à la fois des chondriosomes et des vacuoles. Ces auteurs ont donné à ces formations le nom de *plaquettes osmiophiles* et les considèrent comme représentant l'appareil de Golgi. Mais nos recherches ont démontré que ces prétendues plaquettes osmiophiles ne sont autre chose que des chondriosomes et des plastes vésiculisés. Finalement, Eliot WEIER ne pouvant obtenir dans les Végétaux un appareil de Golgi indépendant des formations déjà connues, et ayant réussi à imprégner de gros plastes par les méthodes golgiennes, dans le *Polytrichum commune*, en vient à admettre que l'appareil de Golgi est représenté dans les cellules végétales par les plastes, opinion inacceptable et que nous discuterons plus loin. Il est donc démontré que toutes les formations décrites comme appareil de Golgi dans les cellules végétales se rapportent soit au système vacuolaire, soit au chondriome.

#### INTERPRÉTATION DE L'APPAREIL DE GOLGI DANS LES CELLULES ANIMALES.

Les résultats de nos recherches eurent une grande répercussion sur la cytologie animale et, comme nous l'avons déjà dit, les tra-

vaux de CORTI, puis ceux de PARAT et ses collaborateurs lui ont apporté une remarquable confirmation. CORTI a établi, en effet, que l'appareil de Golgi et l'appareil de Holmgren constituent une même formation correspondant à un système de lacunes que l'auteur a désigné sous le nom de *lacunome* et qu'il rapproche du système vacuolaire des cellules végétales, bien qu'il admette que le lacunome ne renferme pas de substances colloïdales, mais seulement des substances cristalloïdes. D'autre part, dans des recherches tout à fait indépendantes de celles de CORTI, PARAT et PAINLEVÉ, puis PARAT et ses collaborateurs ont montré que l'appareil de Golgi et celui de Holmgren correspondent à des images d'une même formation obtenue par des méthodes différentes, l'une en positif, l'autre en négatif, et assimilable à un système vacuolaire colorable par le rouge neutre. Elles ont établi, en même temps, que beaucoup de formations rapportées à l'appareil de Golgi ne sont que des images d'un chondriome plus ou moins altéré ou résultent de la superposition du chondriome et du système vacuolaire.

Les conclusions de PARAT confirmées par ZWEIBAUM et ELKENER, W. E. W. COWDRY et SCOTT, LWOFF, VOLKONSKY, BROWN, HALL, NIGRELLI etc... sont toutefois loin d'être acceptées par tous les cytologistes et la question de la signification de l'appareil de Golgi est actuellement l'une des plus controversée de la cytologie. Elles ont été récemment discutées par DUBOSCQ et GRASSÉ. Il semble cependant qu'elles reposent sur des données solides, puisqu'elles ont reçu le contrôle de l'observation vitale et qu'elles cadrent tout à fait avec les résultats précis obtenus dans les cellules végétales beaucoup plus accessibles à ce contrôle. Nous relevons, au contraire, chez les adversaires de cette opinion des arguments plus fragiles.

C'est ainsi que DUBOSCQ et GRASSÉ avouent que « l'appareil de Golgi est très généralement invisible sur le vivant. A la microdissection, on ne sent rien qui lui corresponde (KITE et CHAMBERS) ». Il est évident que s'il en est ainsi, c'est que l'appareil de Golgi offre un caractère tout à fait hypothétique et rien ne prouve dès lors qu'il ne corresponde pas à de simples artifices de préparation, comme le pensait HENNEGUY et comme l'admet encore CIACCIO, à moins qu'il ne représente une partie plus liquide du cytoplasme, c'est-à-dire des vacuoles que la microdissection ne permettrait pas de déceler.



Il semble bien prouvé effectivement que les formations réticulaires décrites par GOLGI et par CAJAL, à l'aide des méthodes argentiques, correspondent, dans la plupart des cellules au moins, à un système vacuolaire semblable à celui des cellules végétales. Il paraît démontré aussi que beaucoup de dictyosomes, notamment ceux que l'on a mis en évidence dans les Protozoaires (JOYET-LAVERGNE, HALL, NIGRELLI, R. W. COWDRY, BROWN, VOLKONSKY) représentent des vacuoles (fig. 35).

Mais les dictyosomes n'ont pas de formes bien caractérisées :

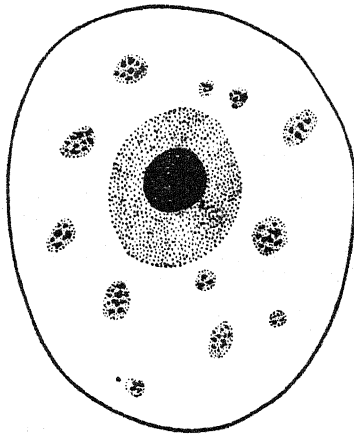


FIG. 35. — Appareil de GOLGI dans le gamonte d'*Aggregata eberthi* : cet appareil, obtenu par imprégnation osmique, est constitué par des éléments de GOLGI disséminés dans le cytoplasme, qui ont tout à fait l'aspect de vacuoles (d'après JOYET-LAVERGNE).

ils peuvent correspondre à de petites vacuoles dont le contenu colloïdal s'est précipité sur le bord de la vacuole, aussi bien qu'à des chondriosomes vésiculisés. Il nous semble même certain que la plupart des dictyosomes décrits dans les cellules somatiques des Métazoaires et spécialement dans les glandes, doivent être rapportés à des chondriosomes vésiculisés, comme c'est le cas des plaquettes osmiophiles décrites dans les cellules végétales par BOWEN et GATENBY. Cette manière de voir est d'autant plus vraisemblable que ces formations ont été mises en évidence exclusivement par les méthodes osmiques qui montrent une électivité particulière pour les chondriosomes et dont nous avons montré les inconvénients. Les auteurs qui ont étudié l'appareil de Golgi oublient

le phénomène classique de la cavulation des chondriosomes. C'est ainsi, pour ne citer qu'un exemple, que, dans des travaux récents, BEAMS et GOLDSMITH ont cherché à démontrer, dans les cellules salivaires de la larve de Chironome, l'indépendance des éléments de Golgi, du système vacuolaire et des chondriosomes de la manière suivante. Ces auteurs mettent en évidence par la méthode de Regaud les chondriosomes qui affectent la forme de chondriocontes. Ils colorent, d'autre part, vitalement, les cellules par le rouge neutre, puis imprègnent les préparations ainsi obtenues par l'acide osmique : ce procédé leur permet de montrer que les éléments de Golgi, qui se présentent sous forme de vésicules à paroi souvent déchirées, n'ont pas de rapport topographique avec les inclusions colorées par le rouge neutre qui noircissent également et ont des formes très différentes des chondriosomes. Il suffit de regarder les dessins des auteurs pour se convaincre que ce qu'ils ont décrit comme éléments de Golgi ne sont autre chose que les chondriosomes vésiculisés (fig. 36).

En parcourant le nombre considérable de travaux parus dans ces dernières années sur l'appareil de Golgi et en observant les figures des auteurs, on a nettement l'impression que ce que les cytologistes s'imaginent avoir découvert par les méthodes osmiques comme une nouvelle formation de la cellule n'est, en réalité, que l'image déformée du chondriome et que la plupart de ces travaux sont loin d'avoir apporté un progrès dans la cytologie. Ainsi nous paraît-il légitime de nous rallier à l'opinion de PARAT et d'admettre que les formations de Golgi décrites dans les cellules animales se rapportent soit au système vacuolaire, soit au chondriome et que, comme cela a été rigoureusement démontré pour les cellules végétales, il n'y a, dans les cellules animales, aucune formation permanente en dehors de ces deux systèmes.

Toutefois, dans les cellules animales, la question de l'appareil de Golgi se présente avec un aspect beaucoup plus complexe que dans la cellule végétale, car il existe dans les cellules sexuelles des éléments qui par leurs formes et leurs caractères microchi-

---

(1) Beams admet d'ailleurs que les inclusions colorées par le rouge neutre ne sont que des inclusions artificielles créées par le colorant et que les cellules animales sont dépourvues de vacuoles ; mais il est difficile de suivre ce savant dans cette opinion, car l'existence de vacuoles dans les cellules animales paraît être un fait démontré.

miques ressemblent beaucoup aux chondriosomes quoique s'en distinguant suffisamment pour ne pouvoir être identifiés à eux. Ces éléments ont été assimilés à ceux dont il vient d'être question sous le nom de dictyosomes. Or, ces éléments ne correspondent

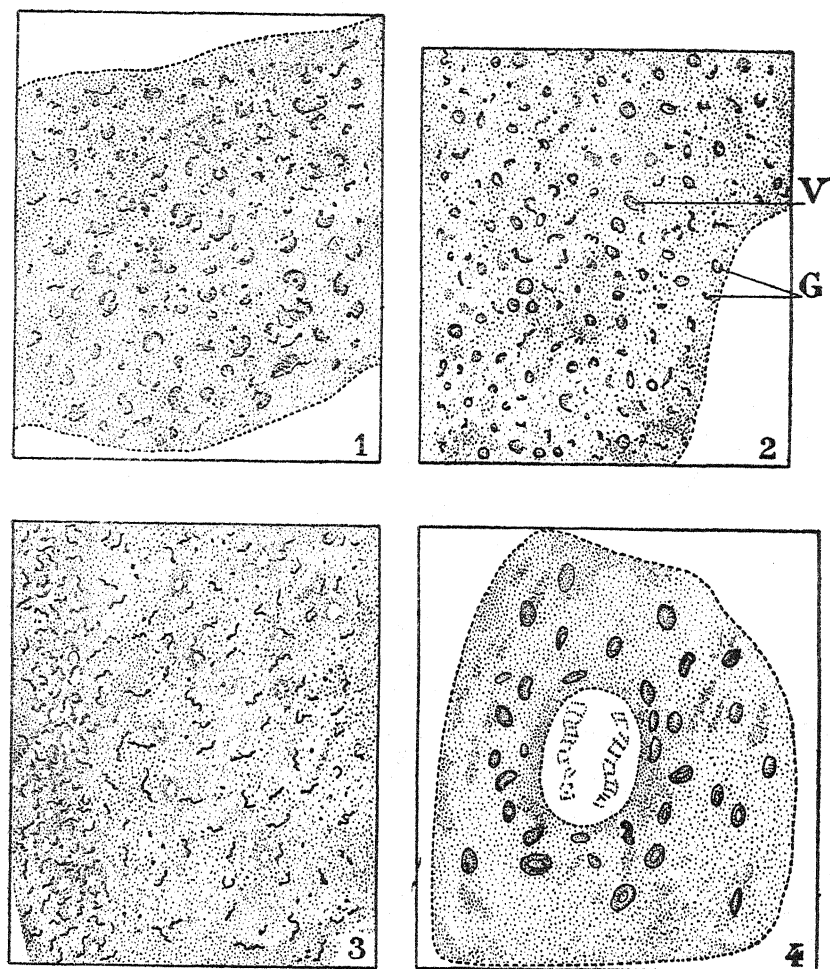


FIG. 36. — Cellules des glandes salivaires de Chironome : 1, Cellule traitée par la méthode à imprégnation osmique avec les dictyosomes ou éléments de GOLGI ; 2, Cellule d'abord colorée vitalement, puis traitée par la méthode osmique ; les inclusions colorées par le rouge neutre (V) sont imprégnées en même temps que les éléments de GOLGI (G) ; 3, Cellule traitée par la méthode de REGAUD, avec ses chondriosomes ; 4, Cellule colorée vitalement par le rouge neutre ; on y voit des petites vacuoles colorées par le rouge neutre et que BEAMS considère comme créées artificiellement par le colorant. Il est facile de se rendre compte que les soi-disant éléments de GOLGI de la fig. 1 correspondent aux chondriosomes de la fig. 3, altérés par l'action de l'acide osmique (d'après BEAMS et GOLDSMITH).

certainement pas à des vacuoles. Ils sont, d'autre part, visibles sur le vivant et leur existence ne peut faire aucun doute. Ce sont précisément ces éléments décrits par GATENBY, BOWEN, VOINOV, AVEL, HIRSCHLER etc., qui sont actuellement la source de toute la controverse. Or, ces éléments correspondent-ils réellement à l'appareil de GOLGI type décrit dans les cellules somatiques des Métazoaires et qui revêt l'aspect d'un réseau ? Il ne semble pas que cette assimilation repose sur une base solide, car elle est exclusivement fondée sur le fait que les dictyosomes se colorent par les méthodes golgiennes qui, nous l'avons vu, n'ont aucune spécificité. Il y a, d'autre part, des raisons sérieuses de les considérer comme différents de l'appareil de Golgi type, car ils se colorent par les techniques mitochondriales qui ne teignent pas ce dernier.

Il semble bien que DUBOSCQ et GRASSÉ se rendent compte de la difficulté qu'il y a à les homologuer à l'appareil de Golgi, car, disent-ils « C'est tout de même un postulat que d'affirmer comme de même nature ce qu'on imprègne dans les cellules les plus diverses par les méthodes à l'argent et à l'osmium, mais, ajoutent-ils, si les dictyosomes ne représentent pas l'appareil de Golgi, il faudrait conclure que les cellules sexuelles sont à peu près dépourvues d'appareil de Golgi ». L'argument, on le voit, ne résiste pas à une critique serrée, d'autant plus que ces auteurs font ressortir que les méthodes argentiques (celles qui ont servi à Golgi à déceler son réseau) sont beaucoup moins électives que les méthodes osmiques et que, contrairement à toutes les formations de Golgi décrites jusqu'ici, ces dictyosomes se colorent par les techniques mitochondriales. Il resterait à savoir ce que représentent réellement les dictyosomes des cellules sexuelles. FAURÉ-FREMIET les avait décrites comme des chondriosomes et, pour PARAT et VOLKONSKY, ils représentent des chondriosomes hypertrophiés (lépidosomes) dérivant de la différenciation d'un certain nombre des éléments du chondriome, opinion évidemment vraisemblable, mais qui ne paraît pas suffisamment démontrée. DUBOSCQ et GRASSÉ admettent au contraire, en se fondant sur les résultats d'ELIOT WEIER auxquels nous avons fait allusion, que ces dictyosomes correspondent à une seconde catégorie d'éléments lipoprotéiques voisins des chondriosomes, à laquelle se rattacheraient l'idiozome, l'appareil parabasal des Flagellés et, dans les cellules végétales, les plastes. Cette seconde catégorie d'éléments aurait un rôle élaborateur en

sorte qu'on retrouverait, dans les cellules animales, les deux catégories d'organites lipoprotéiques (chondriosomes et plastes) qui caractérisent les cellules des Végétaux. Mais cette opinion est inadmissible en ce qui concerne les cellules végétales. Théoriquement, en effet, la présence de deux catégories de chondriosomes dans les Végétaux chlorophylliens s'explique par la photosynthèse, fonction spéciale aux cellules de ces Végétaux et qui fait

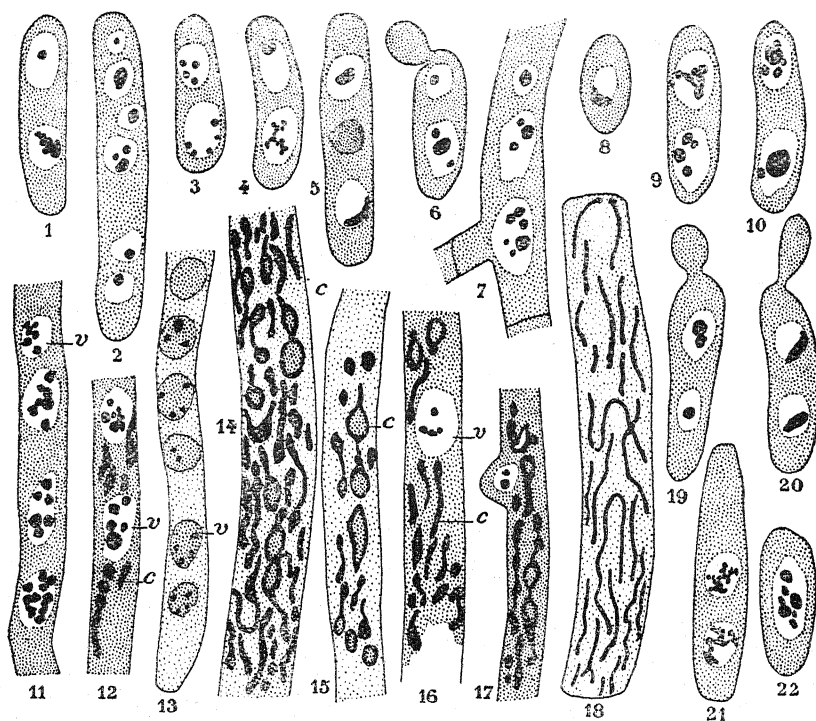


FIG. 37. — 1 à 6. Cellules de *Saccharomyces ellipsoideus*, traitées par la méthode de DA FANO : les corpuscules métachromatiques formés par floculation de la solution colloïdale de métachromatine contenue dans la vacuole sont fortement noircis par dépôt sur leur surface d'argent métallique ; 7, Filament des *Ashbya Gossypii*, traité par la même méthode et dans lequel les corpuscules métachromatiques sont également imprégnés par l'argent ; 8 à 10, Cellules de *Saccharomyces pastorianus*, traitées par la méthode de DA FANO : corpuscules métachromatiques noircis par l'argent ; Figures 11 à 18 : Filaments de *Geotrichum lactis*, traités par la méthode de KOLATCHEV : l'imprégnation a porté tantôt exclusivement sur le chondriome dont les éléments (c) ne sont pas altérés (fig. 18) ou fortement gonflés et vésiculisés (fig. 14 et 15), tantôt à la fois sur les corpuscules métachromatiques des vacuoles (v) et sur les chondriosomes gonflés ou vésiculisés (c) (fig. 12, 16 et 17) tantôt exclusivement sur les vacuoles (fig. 11 et 13) ; 19 à 22. Cellules de *Saccharomyces pastorianus* traitées par la même méthode : les corpuscules métachromatiques sont noircis par l'osmium.

défaut dans les cellules animales. A cette objection théorique et de valeur évidemment discutable, s'en ajoute une autre péremptoire : c'est que, dans les Végétaux chlorophylliens, les chondriosomes proprement dits peuvent être aussi bien imprégnés par l'argent et l'osmium que les plastes, et que dans les Champignons où il n'existe qu'une seule catégorie de chondriosomes, si faciles à observer sur le vivant dans les Saprologéniacées, les chondriosomes se comportent exactement comme les plastes par les méthodes argentiques et osmiques (fig. 37). Les chondriosomes, comme les plastes, apparaissent vésiculisés et fortement noircis par l'osmium avec l'aspect des plaquettes osmophiles et de certains dictyosomes. L'opinion de DUBOSCQ et GRASSÉ est d'ailleurs discutée en ce qui concerne les cellules animales (M. et M<sup>me</sup> LWOFF, VOLKONSKY, CHATTON, KIRBY) et, il paraît bien que ce que ces auteurs assimilent à l'appareil de Golgi, n'a aucun rapport avec l'appareil décrit par GOLGI.

On voit donc qu'en définitive, il est rigoureusement démontré qu'il n'y a rien, dans les cellules végétales, en dehors du chondriome et du vacuome, qui puisse être rapporté à un appareil de Golgi et qu'il semble bien qu'on a réuni sous ce nom, dans les cellules animales, des éléments disparates appartenant soit au système vacuolaire, soit au chondriome, soit à des formations voisines des chondriosomes, spéciales aux cellules sexuelles et dont la nature n'a peut-être pas été suffisamment éclaircie. Mais il semble que c'est au système vacuolaire qu'il faut rapporter le réseau décrit par GOLGI. Dès lors, il nous paraît que le terme d'appareil de Golgi n'a plus aucune signification précise (1).

---

(1) Nous avons laissé de côté intentionnellement dans ce livre et dans le précédent les formations ergastoplasmiques qui ont joué autrefois un si grand rôle en cytologie, parce que ce sont aussi des formations disparates et mal caractérisées qui semblent également se rapporter à des images altérées soit du chondriome, soit du système vacuolaire, ou à des états spéciaux du cytoplasme. La notion d'ergastoplasme est d'ailleurs définitivement périmée. Il en est de même des chromidies et de la théorie chromidiale : il est depuis longtemps démontré que les chromidies qui n'ont jamais été recherchées sur le vivant, ni caractérisées histochimiquement, sont aussi des formations disparates, grains de sécrétion, précipités vacuolaires, chondriosomes mal fixés, n'ayant aucune relation avec la chromatine et que leur soit disant origine nucléaire ne repose que sur de simples apparences morphologiques.

### III

## HYPOTHÈSES CONCERNANT LE RÔLE DU SYSTÈME VACUOLAIRE

---

Le rôle des vacuoles n'est pas beaucoup mieux connu que celui des chondriosomes et des plastes. On sait seulement, depuis les travaux de H. DE VRIES, que les vacuoles des cellules végétales jouent un rôle essentiel en réglant la teneur en eau de la cellule : elles sont le siège des phénomènes osmotiques et président à l'entrée et à la sortie de l'eau. La présence de substances colloïdales dans les vacuoles suggère que leur rôle, à ce point de vue, ne se réduit pas seulement à des actions osmotiques, qu'elles interviennent aussi par des processus d'imbibition et de désimbibition. Ce sont, en effet, des processus d'imbibition et de désimbibition intervenant alternativement entre les colloïdes cytoplasmiques et les colloïdes vacuolaires qui expliquent la réversibilité de forme du système vacuolaire dont il a été question précédemment.

Les vacuoles, sont enfin, dans les cellules végétales, le lieu d'accumulation, le réservoir d'un grand nombre de produits du métabolisme, de tous ceux qui peuvent se dissoudre dans l'eau pour y former des solutions vraies, ou des pseudosolutions : produits de réserves, produits intermédiaires de la nutrition, produits de déchets (protéines, holosides, hétérosides, tanins, flavone, pigments oxyflavoniques et anthocyaniques, acides organiques, sels minéraux ou organiques, alcaloïdes, certains lipides, mucilages, etc...). Ces divers produits peuvent apparaître dès le début de l'évolution du système vacuolaire dans les cellules méristématiques ou à une phase quelconque de l'évolution de ce système : on a pu montrer notamment par des réactions microchimiques que, dans la plantule de Tabac, les alcaloïdes apparaissent dans les cellules du méristème de la racine, dans des vacuoles chondriosomiformes

dérivant de l'hydratation des grains d'aleurone (CHAZE). On a localisé, également, dans les vacuoles chondriosomiformes des cellules méristématiques, certains hétérosides tels que les saponosides (POLITIS) ; il en est de même pour les tanins (GUILLIERMOND, P. DANGEARD) et les composés oxyflavoniques et les pigments anthocyaniques (GUILLIERMOND).

Le système vacuolaire n'est sans doute pas seulement un lieu d'accumulation de ces divers produits. La présence de substances colloïdales dans les vacuoles et le pouvoir électif remarquable de celles-ci pour les colorants vitaux permettent de supposer aussi, avec P. A. DANGEARD et P. DANGEARD, que les vacuoles peuvent exercer un rôle dans les phénomènes d'absorption grâce aux mêmes propriétés d'imbibition, d'adsorption et de combinaisons qui provoquent la pénétration des colorants. On verra plus loin que, d'après H. DEVAUX, le système vacuolaire est le lieu des affinités chimiques de la cellule et que les travaux de GENEVOIS et de GÉNAUD ont montré que c'est principalement le long des vacuoles que s'effectue la pénétration des sels.

Il y a lieu de supposer enfin que le système vacuolaire n'est pas un simple centre d'accumulation des produits du métabolisme, mais qu'il est, en même temps, le lieu de phénomènes d'hydrolyse et de synthèse, et l'on a cherché, à ce point de vue, à lui attribuer le rôle que l'on assignait au chondriome. Les vacuoles seraient, d'après KEDROWSKY et VOLKONSKY, l'appareil de ségrégation de la cellule et le siège des diastases, en particulier des protéases ; ces auteurs font remarquer que la théorie de ROBERTSON-MARTSON peut aussi bien s'appliquer au système vacuolaire qu'au chondriome : il suffit pour cela de remplacer l'interface cytoplasme/chondriome, par l'interface cytoplasme/vacuome, et l'on sait, d'autre part, que le rouge neutre, colorant du vacuome, appartient à la série azimique aussi bien que le vert Janus, colorant du chondriome. Mais cette manière de voir nous paraît exagérée, car on ne peut refuser aux plastes des Végétaux chlorophylliens un rôle prépondérant dans les synthèses cellulaires et, d'autre part, on est bien obligé de reconnaître que les diastases ne sont pas toutes localisées dans les vacuoles puisque l'hydrolyse de l'amidon s'opère dans les plastes eux-mêmes.

PARAT admet que le bleu de méthylène est toujours réduit dans le cytoplasme et le chondriome et qu'il est, au contraire, réoxydé



par les vacuoles. Cet auteur a cherché à évaluer, à l'aide de colorations vitales par le bleu de méthylène réduit et de microinjections des vacuoles, le  $rH$  cytoplasmique et le  $rH$  vacuolaire. Le  $rH$  cytoplasmique serait compris entre 19 et 20, tandis que le  $rH$  vacuolaire serait généralement voisin de 16. Il résulterait donc de ces faits que le cytoplasme et le chondriome auraient un pouvoir réducteur et le système vacuolaire un pouvoir oxydant. PARAT est ainsi amené à formuler l'hypothèse que le chondriome réaliserait les oxydo-réductions au moyen desquelles s'effectuent les synthèses cellulaires et que la seconde phase ou oxydation respiratoire aurait son siège dans les vacuoles. Cet auteur, ayant constaté que les chondriosomes et les vacuoles sont souvent en intime contact, admet donc le rôle prédominant du couple chondriome + vacuome dans les synthèses cellulaires et les oxydations qui les suivent. Reprenant l'hypothèse de ROBERTSON, PARAT pense que le couple chondriome + vacuome présiderait à la synthèse des protéines qui, selon ROBERTSON, exige une phase lipidique et une phase aqueuse et donne ainsi à cette hypothèse une base morphologique. Cet auteur admet ainsi que le vacuome serait le creuset où s'achèveraient les opérations commencées dans le chondriome.

#### HYPOTHÈSE DE H. DEVAUX.

Nous terminerons par l'exposé de l'intéressante suggestion de H. DEVAUX qui donne une signification à la structure hétérogène de la cellule, en fait ressortir l'importance essentielle et concilie les dernières hypothèses dont il vient d'être question.

Ce savant a établi que toutes les parties solides de la cellule sont moléculairement organisées : chaque molécule ou particule élémentaire, non seulement y occupe une position fixe, mais est orientée, tous les pôles d'affinités semblables occupant une face de la membrane, tandis que tous les pôles contraires occupent l'autre face. Ces faits lui ont permis de conclure que les membranes plasmiques, en particulier, doivent constituer les principaux outils du protoplasme. Appliquant ces données aux faits apportés par les cytologistes, ce savant explique que les colorants vitaux pénètrent dans la cellule, sans colorer le protoplasme, pour s'accumuler exclusivement dans les vacuoles, c'est-à-dire dans les parties non vivantes de la cellule, par le fait que les affi-

nités chimiques de la substance vivante, seraient masquées « par saturation réciproque ». DEVAUX se rencontre avec A. LUMIÈRE qui admet que seules les enclaves non vivantes du protoplasme, comme les vacuoles, sont susceptibles de fixer les colorants, étant donné que les protéines de la matière vivante ont une « inertie chimique » due à leur nature d'ampholytes. Il y a donc lieu, pour expliquer les prodigieux travaux dont la cellule est le siège, de faire intervenir les actions de surface aboutissant à l'activation superficielle du protoplasme : or, toute surface protoplasmique (externe ou interne) est caractérisée par la formation d'une membrane de coagulation : ces membranes polarisées (catalytiques) seraient le siège des activités cellulaires (activation par mise en surface). Il y aurait ainsi localisation catalytique de l'activité protoplasmique sur les surfaces présentées par le protoplasme, entre le cytoplasme d'une part, le noyau, les chondriosomes, les plastes, les vacuoles, la membrane cellulaire elle-même d'autre part.

Cette hypothèse s'appuie sur le fait que OTTO WARBURG a reconnu que, dans les œufs d'Oursins, la respiration s'effectue essentiellement le long de la membrane protoplasmique et a appliqué cette notion aux chloroplastes dont l'activité serait essentiellement superficielle. Elle semble confirmée, d'autre part, par les travaux de GENEVOIS et GÉNAUD, dont il a déjà été question, et qui ont montré que l'adsorption des sels par les cellules se fait exclusivement le long de la membrane cellulaire et des vacuoles. « Il faut en conclure que la cellule est un système de catalyseurs membraneux, en forme de petits sacs clos se formant et s'entretenant automatiquement, en même temps qu'ils produisent toutes les transformations physicochimiques dont la cellule est le théâtre, ce qui établit le lien jusqu'à présent mystérieux entre la structure cellulaire et l'activité vitale. » (H. DEVAUX). Cette hypothèse, que jusqu'à présent aucun fait ne contredit, est la suggestion la plus séduisante qui ait été donnée pour expliquer la structure complexe de la cellule, mise en évidence par les travaux récents de cytologie.



#### IV

### IDÉE DE LA STRUCTURE DU CYTOPLASME ET CONCLUSIONS

---

L'exposé, aussi succinct que possible, que nous avons fait des travaux effectués dans ces dernières années sur la structure du cytoplasme, soit dans un livre antérieur consacré au chondriome, soit dans le présent volume ayant pour objet le système vacuolaire, a mis en lumière les progrès considérables qui ont été réalisés sur cette importante question que l'on peut considérer aujourd'hui comme définitivement débrouillée. Il ne sera pas inutile de les résumer ici pour en dégager les traits essentiels et donner une idée générale de la structure de la cellule telle qu'elle apparaît aujourd'hui. Ces travaux ont révélé l'existence, dans les cellules, d'une structure très complexe. Ils démontrent qu'en dehors du noyau, toute cellule, aussi bien animale que végétale, est constituée par un cytoplasme homogène et transparent, à l'état d'hydrogel fluide, qui renferme en suspension, d'une manière permanente, deux catégories d'enclaves qui correspondent à deux phases distinctes du système colloïdal : ce sont le *chondriome* et le *système vacuolaire* ou *vacuome*, auxquels s'ajoutent toujours une plus ou moins grande quantité de *granulations lipidiques*, (*microsomes* des auteurs).

A) Le *chondriome*, étudié dans un livre précédent et dont nous ne ferons que rappeler ici brièvement les caractères généraux, est constitué par des éléments de la forme et de la taille des Bactéries, à l'état de grains, de bâtonnets ou de filaments, capables de passer de l'une à l'autre de ces formes et qui sont caractérisés par tout un ensemble de caractères microphysiques et microchimiques bien définis. Les chondriosomes semblent conserver leur indivi-

dualité au cours du développement et ne naître que par division de chondriosomes préexistants.

Les chondriosomes sont visibles sur le vivant où ils se présentent comme des éléments semi-fluides, de faible réfringence, probablement à l'état d'hydrogel comme le cytoplasme, qui sont lentement entraînés par les courants du cytoplasme et qui, au cours de leurs déplacements, modifient constamment leur forme. Ils se comportent comme des éléments très fragiles, s'altérant avec la plus grande facilité sous diverses actions physico-chimiques en se transformant en grosses vésicules (cavulation). Ils peuvent être colorés vitalement, bien que le plus souvent assez difficilement et seulement un peu avant la mort des cellules (coloration subléthale) par le vert Janus et les violets de Dalhia et de méthyle.

Ils ont une constitution lipoprotéique et sont constitués par un complexe lipoprotéique beaucoup plus riche en lipides (probablement lécithines) que le cytoplasme et n'ayant aucune relation chimique avec la chromatine. Leur teneur en lipides leur confère une série de caractères microchimiques, altérations par les fixateurs renfermant de l'alcool et de l'acide acétique et en particulier la propriété de se conserver dans leurs formes réelles et de se colorer électivement par les techniques mitochondriales. On leur avait attribué dans les cellules animales un rôle prédominant et direct dans l'élaboration des produits du métabolisme ; ce rôle n'a pu être confirmé par la suite dans la plupart des cas et, s'il existe, il est au moins très limité. On ignore encore le rôle du chondriome ; mais le fait que les chondriosomes ont des caractères morphologiques, microphysiques et microchimiques tout à fait semblables à ceux des plastes des Végétaux chlorophylliens permet d'envisager qu'ils ont une fonction très importante dans le métabolisme cellulaire dont celle manifestée par les plastes ne serait qu'un cas particulier.

Les cellules des Végétaux chlorophylliens se distinguent des cellules des Animaux et des Champignons par la présence d'une seconde catégorie d'organites, les *plastés*, que l'on doit considérer comme une variété supplémentaire de chondriosomes.

Ceux-ci sont des éléments ne se formant que par division de plastés préexistants et conservant leur individualité au cours du développement, qui, à l'état de repos fonctionnel, ont exactement

les mêmes formes et les mêmes caractères que les chondriosomes avec lesquels ils se confondent dans les cellules embryonnaires. Ils ne se distinguent des chondriosomes que par leur pouvoir d'élaborer ou d'accumuler, au cours de la différenciation cellulaire et selon les tissus où ils se trouvent, de l'amidon, de la chlorophylle et des pigments carotinoïdes et par le fait que les produits qu'ils engendrent modifient leur forme. Cette modification n'est que transitoire dans le cas de l'élaboration de l'amidon et le grain d'amidon né dans le plaste est hydrolysé au sein de celui-ci qui reprend ensuite sa forme de repos jusqu'au moment où il fonctionnera de nouveau. Elle est, selon les cas, transitoire ou définitive pour la production de la chlorophylle : le plaste, en se chargeant de pigment, s'hypertrophie et prend l'aspect d'un gros corps sphérique : celui-ci peut rester définitivement dans cet état ou, dans certains cas, perdre sa chlorophylle et reprendre la forme d'un minuscule chondriosome. L'existence de Végétaux tels que beaucoup d'Algues et de Bryophytes dans lesquels la chlorophylle est sécrétée d'une manière permanente et qui renferment, dans toutes leurs cellules, à la fois de gros chloroplastes et de petits chondriosomes, se transmettant les uns et les autres par division, de cellules en cellules, nous oblige à admettre que les chondriosomes susceptibles d'élaborer ou d'accumuler de l'amidon et de la chlorophylle, que l'on trouve dans les Végétaux chlorophylliens supérieurs, n'ont pas de lien génétique avec ceux qui ne manifestent pas cette fonction (fig. 38).

B) *Le système vacuolaire ou vacuome*, qui a été l'objet de ce livre, est surtout connu grâce aux recherches récentes effectuées sur les cellules végétales. Il est représenté, dans les cellules embryonnaires de la plupart des Végétaux, par de nombreuses et minuscules inclusions, de consistance semi-fluide, formées par une solution colloïdale très concentrée et qui par leurs formes (grains isolés ou assemblés en chaînettes, filaments onduleux et souvent anastomosés en réseau) rappellent parfois beaucoup les chondriosomes. Ces inclusions sont quelquefois visibles sur le vivant par leur réfringence plus accusée que celle du cytoplasme ou par les pigments anthocyaniques qu'ils contiennent et qui leur donnent une coloration naturelle ; ils sont encore plus difficiles à distinguer à l'ultramicroscope où ils se présentent parfois avec le même aspect

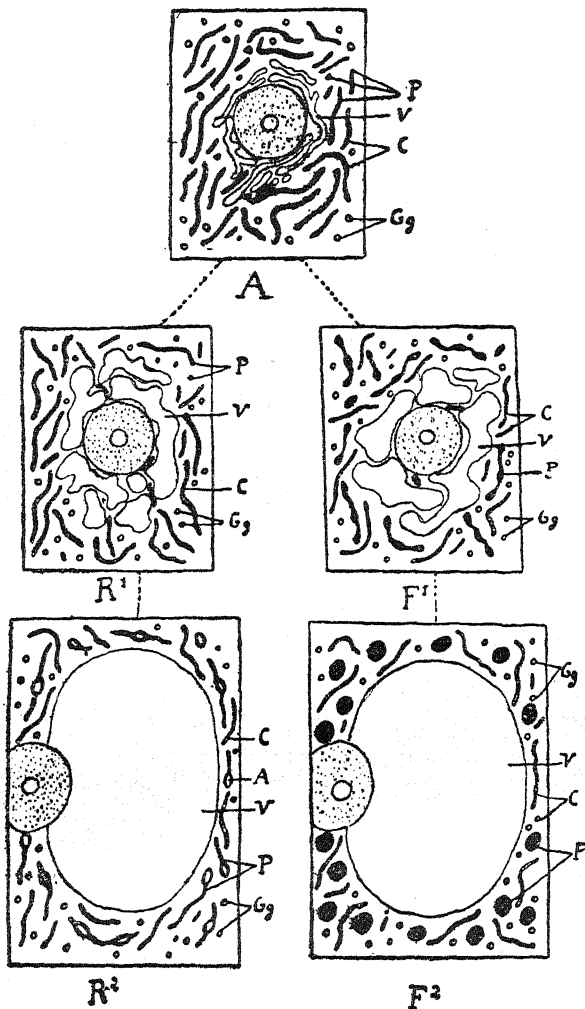


FIG. 38. — Schéma représentant la structure des cellules des Phanérogames, au cours de leur développement, d'après nos travaux. A, Cellule embryonnaire : P, Plastes incolores, en forme de filaments, bâtonnets ou grains ; C, Chondriosomes proprement dits, de mêmes formes et de mêmes caractères histochimiques que les plastides et ne pouvant être distingués des plastides V, Vacuoles mitochondriformes ne se colorant pas par les techniques mitochondriales et apparaissant sous l'aspect caractéristique des canalicules de HOLMGREN ; Gg, Granulations lipidiques (microsomes des auteurs) ne se colorant pas par les techniques mitochondriales ; R<sup>1</sup>, Cellule du méristème d'une racine, au début de sa différenciation : les vacuoles sont déjà gonflées et en voie de confluence ; les plastides et les chondriosomes ont le même aspect que précédemment ; R<sup>2</sup>, Cellule adulte d'une racine : les plastides (P) renferment sur leur trajet des vésicules déterminées par la formation en leur sein de petits grains d'amidon (A) que les techniques mitochondriales ne colorent pas ; F<sup>1</sup>, Cellules d'une ébauche foliaire : les plastides (P) forment sur leur trajet de petits renflements qui, en se séparant et en grossissant, vont devenir les chloroplastes ; F<sup>2</sup>, Cellule d'une feuille adulte. Les plastides (P) sont tous transformés en gros chloroplastes bien différents des chondriosomes (C).

que les chondriosomes ; ils peuvent être très facilement mis en évidence au moyen des colorants vitaux (rouge neutre, bleus de crésyle, de toluidine, de Nil, de méthylène) pour lesquels ils ont une très forte électivité ; ceux-ci les colorent d'une manière homogène et intense, sans précipiter les colloïdes qu'ils renferment. Ils n'ont, au contraire, pas d'affinité spéciale pour les colorants du chondriome (vert Janus, violets de Dalhia et de méthyle) qui peuvent cependant les colorer accidentellement. Au cours de la différenciation cellulaire, ces éléments se gonflent, grâce aux colloïdes qu'ils renferment et dont le pouvoir d'imbibition est beaucoup plus élevé que celui du cytoplasme : ils se transforment en petites vacuoles rondes de plus en plus fluides (vacuoles proprement dites) qui résultent d'une transformation de la solution colloïdale très concentrée, qui les constituait, en solution très diluée ; les colorants vitaux ne colorent plus ces vacuoles d'une manière homogène ou ne leur donnent qu'une teinte diffuse, mais déterminent la précipitation de leurs colloïdes sous forme de corpuscules fortement colorés et animés de mouvements browniens. Ces vacuoles peuvent ensuite se fusionner pour ne plus constituer qu'une seule et énorme vacuole dans les cellules adultes (fig. 39).

Cette dernière est susceptible, sous certaines influences, de perdre son eau et de se morceller en minuscules éléments semi-fluides et chondriosomiformes. Les divers aspects du système vacuolaire sont donc réversibles et semblent sous la dépendance de l'état d'imbibition plus ou moins grand du cytoplasme : il peut y avoir imbibition du cytoplasme et désimbibition des vacuoles et inversement. Les vacuoles peuvent même, dans les graines, en voie de déshydratation, se désimbiber au point de se transformer en corpuscules solides (grains d'aleurone) qui redeviennent ensuite des vacuoles, à la germination, par suite d'une nouvelle imbibition.

Bien que, dans leur état semi-fluide, les vacuoles peuvent ressembler beaucoup aux chondriosomes et aux  $\gamma$ plastés, elles se distinguent toujours nettement de ces éléments par leur comportement microchimique, notamment par leur coloration vitale instantanée par des colorants tels que le rouge neutre et le bleu de crésyle, qui ne teignent jamais ni les chondriosomes, ni les plastés et par le fait que cette coloration est essentiellement vitale et cesse dès que la mort des cellules se produit, pour se porter sur le

protoplasme : elle est donc bien différente de la coloration subléthale du chondriome.

Par ailleurs, leur comportement microchimique est très<sup>ment</sup> divers,

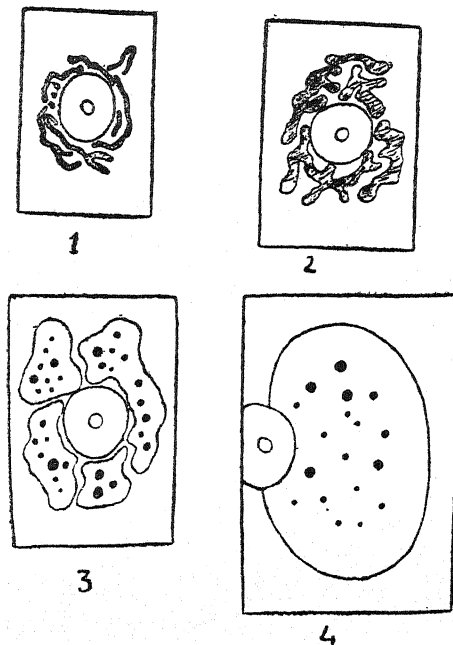


FIG. 39. — Schéma représentant l'évolution du vacuome dans les cellules des Phanérogames, observée à l'aide d'une coloration vitale au rouge neutre. 1, Cellule embryonnaire avec de petites vacuoles semi-fluides, constituées par une solution colloïdale très condensée et ressemblant beaucoup à des chondriosomes. Ces vacuoles sont colorées d'une manière homogène et intense par le rouge neutre ; 2, Cellule en voie de différenciation : les vacuoles se gonflent par hydratation et s'anastomosent en réseau ; 3, Cellule plus évoluée : les petites vacuoles se sont fusionnées en un petit nombre de grosses vacuoles liquides, renfermant une solution colloïdale très diluée : le rouge neutre ne les colore plus, mais détermine la floculation des colloïdes contenus en solution dans le suc vacuolaire, sous forme de corpuscules fortement colorés et animés de mouvements browniens ; 4, Cellule adulte : les vacuoles se sont fusionnées en une seule énorme vacuole, montrant des corpuscules fortement colorés résultant de la précipitation des colloïdes par le rouge neutre.

selon la nature des colloïdes qu'elles renferment et qui est très variable. A ce point de vue, les vacuoles chondriosomiformes diffèrent essentiellement encore des chondriosomes par le fait qu'elles n'ont pas de caractères définis. En général, elles ne se



colorent pas par les techniques mitochondriales, ou tout au moins se décolorent avant les chondriosomes, de telle sorte que, dans les préparations convenablement différenciées, elles apparaissent sous forme de canicules incolores. Dans le cas où elles restent colorées par ces techniques, elles apparaissent alors sous forme de petites vacuoles au sein desquelles le contenu colloïdal s'est précipité et coloré, ce qui ne permet pas de confusion avec les chondriosomes. Les grains d'aleurone, qui sont des vacuoles déshydratées, se colorent toujours cependant par les techniques mitochondriales et sans précipitation de leur contenu. Dans certains Végétaux (Champignons par exemple), les vacuoles chondriosomiformes contiennent une substance nommée métachromatine qui ne se colore pas par les techniques mitochondriales et n'a pas d'affinités spéciales pour la laque ferrique, mais que l'on peut colorer par d'autres procédés.

Il est possible, d'autre part, d'obtenir des doubles colorations vitales du chondriome et du système vacuolaire par un mélange de vert Janus et de rouge neutre qui permet de constater que les deux systèmes se superposent toujours dans les cellules et n'ont aucun lien génétique entre eux. Il n'y a donc entre les vacuoles chondriosomiformes et les chondriosomes qu'une simple convergence de forme qui exprime sans doute un état physique assez voisin de ces deux catégories d'éléments.

Dans certaines Algues inférieures, les vacuoles ne subissent pas d'hydratation et subsistent pendant toute la durée du développement des cellules sous forme de nombreuses et petites inclusions semi-fluides, dispersées dans le cytoplasme et analogues à celles qui caractérisent l'état embryonnaire des cellules des Végétaux supérieurs.

Il a été démontré par les recherches de PARAT et PAINLEVÉ, puis de PARAT, confirmées par celles d'un très grand nombre d'auteurs que les cellules animales renferment aussi un système vacuolaire semblable à celui des cellules végétales, mais le plus souvent, celui-ci reste constamment à l'état de petites inclusions semi-fluides comme dans certaines Algues inférieures. Ces inclusions, qui correspondent à ce qu'on a désigné depuis longtemps en cytologie animale sous le nom de grains de sécrétion ou de ségrégation et de granula, sont des vacuoles à contenu colloïdal très concentré, ne précipitant généralement pas sous l'action des colorants vitaux

et qui parfois peuvent se solidifier à la manière des grains d'aleurone et se transformer en grains qui ne sont plus colorables par les colorants vitaux. Ce sont ces vacuoles, ou grains de sécrétion équivalents aux vacuoles des cellules végétales, qui se colorent par les techniques mitochondriales et qui ont été considérées à tort comme le résultat de la transformation des chondriosomes. Des doubles colorations vitales au rouge neutre et au vert Janus permettent de les distinguer des chondriosomes et de démontrer qu'elles n'ont avec eux aucun lien génétique.

Dans leurs formes filamenteuses, les vacuoles des cellules végétales contractent fréquemment entre elles des anastomoses qui leur donnent l'aspect d'un fin réseau rappelant tout à fait l'appareil réticulaire décrit par Golgi. Elles ont la propriété générale, quelle que soit la nature de leur contenu, de réduire le nitrate d'argent et de prendre, avec les méthodes argentiques utilisées pour la détection de cet appareil, une coloration élective et l'aspect caractéristique de l'appareil de Golgi. Elles apparaissent, enfin, avec les méthodes préconisées par BENSLEY pour la différenciation de l'appareil de Holmgren, comme avec les techniques mitochondriales, sous forme de canalicules incolores tout à fait semblables à l'appareil de Holmgren. Bien que ce qu'on désigne actuellement dans les cellules animales sous le nom d'appareil de Golgi et de canalicules de Holmgren se rapporte à des formations disparates et mal définies, il paraît démontré que beaucoup d'entre elles correspondent à un même système obtenu par des méthodes différentes, l'un en positif, l'autre en négatif, et assimilable à un système vacuolaire semblable à celui des cellules végétales.

Les vacuoles renferment presque toujours, et à tous les stades de leur évolution, des substances colloïdales à l'état de solution dans leur suc et il semble que leur coloration vitale soit liée à la présence de ces substances, mais celles-ci sont de nature très variée, selon les divers types de cellules : elles correspondent aux produits sécrétés par la cellule. Il n'y a pas de substance caractéristique des vacuoles comme il y en a pour les chondriosomes. Souvent on rencontre, dans les mêmes cellules, deux catégories de vacuoles distinctes par leur contenu colloïdal, et même, il peut exister, côte à côte, dans une même cellule, des vacuoles à contenu colloïdal et d'autres paraissant dépourvues de toute substance colloïdale et dénuées d'affinités pour les colorants vitaux.

Bien que presque toujours représentées dans les cellules végétales et capables de se fragmenter, les vacuoles semblent naître *de novo*. On peut supposer que leur formation est liée aux phénomènes sécrétoires de la cellule ; tout grain colloïdal secrété par le cytoplasme et possédant un pouvoir d'imbibition plus élevé que ce dernier serait susceptible d'engendrer une vacuole et l'on conçoit que des substances colloïdales secrétées par le cytoplasme et plus avides d'eau que ce dernier, puissent ainsi être le point de départ de vacuoles dépourvues de substances colloïdales.

Le système vacuolaire doit-être considéré comme une phase aqueuse de la cellule dans laquelle s'accumulent et se transforment un grand nombre de produits du métabolisme (tous ceux qui sont susceptibles de former, dans l'eau, des solutions ou des pseudo-solutions). Il est à rattacher au paraplasme ou au deutoplasme, c'est-à-dire aux substances transitoires provenant de l'élaboration du cytoplasme et n'appartenant pas à la matière vivante.

Ces données éclairent donc d'un jour nouveau les phénomènes sécrétoires qui s'effectuent, en somme, par le même processus dans les cellules animales et dans les cellules végétales, avec quelques variantes.



## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

- AKERMAN. — Untersuchungen über die Aggregation in den Tentakeln von *Drosera rotundifolia*. *Bot. Notiser*, 1917.
- ALVARADO (S.). — El condrioma y el sistema vacuolar en las celulas vegetales. *Bol. d. I. Real Soc. Esp. de Hist. Nat.*, 1918.
- ARNOLD (J.). — Das Plasma der somatischen Zellen im Lichte der Plasmosomen-Granulalehre und der Mitochondrienforschung. *Arch. mikr. Anat.*, t. XLIII, 1913.
- AUBEL (E.), AUBERTIN (E.) et GENEVOIS (L.). — Sur le potentiel d'oxydo-réduction de la Levure, des anaérobies facultatifs, des anaérobies stricts et des milieux où vivent les organismes. *Ann. de Physiol. et Phys. Chim. biol.*, 5, 1, 1929.
- AVEL (M.). — Appareil de Golgi et vacuome. *Bull. Hist. Appl. à la Physiol.*, t. II, 1925.
- Vacuome et appareil de Golgi chez les Vertébrés. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXX, 1925.
- BACH-WIEG (M<sup>lle</sup>). — Sur le vacuome d'*Erysiphe graminis*. *C. R. Ac. Sc.*, 1925.
- BAILEY (I. W.). — The cambium and its derivative tissues. III. A reconnaissance of the vacuome in living cells. *Zeitschr. f. Zellforsch u. mikr. Anat.*, 10, p. 651, 1930.
- BAILEY (I. W.) et ZIRKLE (C.). — The cambium and its derivative tissues. The effects of Hydrogen ion concentration in vital staining. *The Journ. of general Physiol.*, 14, p. 363, 1931.
- BEAMS (H. W.). — Studies on the vacuome and Golgi apparatus in the acinar cells of the pancreas of the rat. *Anat. Rec.*, 45, 1930.
- Golgi apparatus, canalicular apparatus, vacuome and mitochondria in the islets of Langerhans of the albino rat. *Anat. Rec.*, t. 46, 1930.
- BEAMS (H. W.) et GOLDSMITH (J. B.). — Golgi bodies, vacuome and mitochondria in salivary glands of the *Chironomus* larva. *Journ. of Morph. and Physiol.*, vol. L, 1930.
- BEAMS (H. W.) et KING (R. L.). — Cytoplasmic structures in the ganglion cells of certain Orthoptera with special reference to the Golgi bodies, mitochondria, vacuome, intracellular trabecule (trophospongium) and neurofibrillae. *Journ. of Morph. and Physiol.*, vol. LII, 1932.
- The architecture of the parietal cells of the salivary glands of the grasshopper with special reference to the intracellular canalicules, Golgi bodies and mitochondria. *Journ. of Morph.*, vol. LIII, 1932.
- BEAUCHAMP (P. de). — Les colorations vitales. *L'Année biol.*, t. XI, 1906.

- BENOIT (J.). — Recherches anatomiques, cytologiques et histophysiologiques sur les voies excrétrices des testicules chez les Mammifères. *Thèse Doct. Méd. Strasbourg et Arch. d'Anat. d'Hist. et d'Emb.*, t. IV, 1925.
- BENSLEY (R. R.). — On the nature of the canalicular apparatus of animals cells. *Biol. Bull.*, t. 196, p. 174, 1910.
- Studies on the pancreas of the Guinea. *Am. Journ. Anat.*, t. 12, 1911.
- BOUIN (P.). — *Eléments d'Histologie*. F. Alcan, Paris, 1929.
- BOWEN (R. H.). — The Golgi apparatus, its structure and functional significance. *Anat. Rec.*, t. XXXII, p. 151, 1926.
- A preliminary report on the structural elements of the cytoplasm in plant cells. *Biol. Bull.*, 53, 1927.
- Chondriosomes and Golgi apparatus in plant cells. *Science*, 1926.
- Studies on the structure of plant protoplasm. *Zeitschr. f. Zellforsch. und mikr. Anat.*, VI, 1928.
- The methods for the demonstration of the Golgi apparatus. I. Intravital observations (*Anat. Rec.*, t. XXXVIII, 1928). II. Silver and gold methods (*Ib.*, XXXIX, 1928). III. Methods of osmic impregnation (*Ib.*, t. XXXIX, 1928). IV. Chromo-osmic stain methods (*Ib.*, t. XXXIX, 1928). V. The idiosomic component..., etc. (*Ib.*, vol. XL). VI. Protozoa. The vacuome Plant tissues (*Ib.*, XL, 1928).
- The osmiophilic platelets. *Zeitsch. f. Zellforschung*, 1928.
- Notes on the chondriosome-like bodies in the cytoplasm of *Equisetum*. *Ann. of Botan.*, 43, 309, 1929.
- Studies on the structure of plant protoplasm. Plastids and pseudochondriom. *Zeitsch. f. Zellforschung und mikr. Anat.*, t. 9, 1929.
- La répartition du plastidome à la mitose chez les cellules du plérôme du Ricin. *La Cellule*, t. 39, 1928.
- BROWN (V. E.). — Cytoplasmic inclusions of *Euglena gracilis*. *Zeitsch. f. Zellforsch. f. mikr. Anat.*, XI, 1930.
- The Golgi apparatus of *Pyrsonympha* and *Dinenympha*. *Arch. f. Protistenk.*, LXXI, 1930.
- The Golgi apparatus of *Amoeba proteus* Pallas. *Biol. Bull.*, LIX, 1930.
- CAJAL (Ramon Y.). — Les conduits de Golgi-Holmgren du protoplasme nerveux et le réseau périphérique de la membrane. *Trab. d. Lab. d. inv. Biol.*, t. IV, 1908.
- Algunas variaciones fisiologicas y patologicas del aparato reticular de Golgi. *Ib.*, XII, 1915.
- CAUSEY (D.). — Mitochondria and Golgi bodies in *Endamoeba gingivalis*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 28, 1925.
- CASSAIGNE (M<sup>lle</sup> Y.). — Origine et évolution du vacuome chez quelques Champignons. *Rev. Gén. Bot.*, t. 34, p. 140, 1931.
- CHADEFAUD (M.). — La coloration vitale chez les Algues. *C. R. Ac. Sc.*, 197, 1933.
- CHATTON (E.). — Essai d'un schéma de l'énergide d'après une image objective et synthétique; le Dinoflagellé *Polykrikos Schwarzi* Bütschli. *Arch. Zool. ital.*, XVI, 1931.
- CHAZE (J.). — Contribution à l'étude biologique des alcaloïdes du Tabac. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, t. X, 1932.

- Sur la présence de pigments anthocyaniques ou de composés oxyflavoniques dans les grains d'aleurone de certaines Graminées. *C. R. Ac. Sc.*, t. 196, 1933.
- Sur les divers états du système vacuolaire et sur leurs modifications dans les cellules épidermiques de *Musa ensete*. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXIV, 1933.
- Sur l'état spécial des cellules de l'épicarpe du fruit de Houx. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXV, 1934.
- Sur le mode de formation des grains d'aleurone dans les Graminées et la production dans ceux-ci de composés oxyflavoniques et anthocyaniques. *C. R. Ac. Sc.*, t. 198, 1934.
- CHLOPIN (N.). — Beiträge zur Morphologie und zum Mechanismus der vitalen Granulaspeicherung. *Bul. biol. Inst. Univ. Perm.*, 3, 1924.
- Experimentelle Untersuchungen über die sekretorischen Prozesse im Zytoplasma. *Arch. exp. Zellforsch.*, t. 462, 1927.
- CHLOPIN (C. et A.). — Experimentelle Untersuchungen über die Vitalfärbung tierischer Zellen. *Arch. exp. Zellforsch.*, 6, p. 324, 1929.
- CIACCIO (C.). — Sulla natura e significato funzionale di un costituente cellulare e suoi rapporti con l'apparato di Golgi e altre immagini citologiche. *Boll. della Soc. di Biol. sper.*, t. II, 1927.
- CORTI (A.). — Studi di morfologia cellulare. Lacunoma, apparato interno del Golgi (trofospongio), Condrioma, Idiozoma. *Ricerche di Morph.*, IV, 1924.
- Il lacunoma della cellule dell'epitelio intestinale. *Ital. di Anat. e di Embriol.*, XXII, 1925.
- Le lacunome révèle les premières modifications structurales des cellules absorbantes de l'intestin au cours de leur fonctionnement. *Bull. d'Hist. Appl.*, III, 1926.
- COSMOVICI (N.). — La nutrition et le rôle physiologique du vacuome chez les Infusoires. La théorie canaliculaire du cytoplasma. *Ann. Sc. Univ. Iassy*, 17, 1924.
- COWDRY (E. V.). — The Reticular material as an indicator of Physiologic Reversal in Secretory Polarity in the thyroid cell of the Guinea Pig. *The Amer. Journ. of Anat.*, 1927.
- General Cytology. *Chicago Univ. Pres.*, 1925.
- COWDRY (E. V.) et SCOTT. — An experimental study of the relation between granules stainable with neutral red and the Golgi apparatus in nerve cells. *The Wistar Institute Press. Philadelphia*, 1928.
- Etudes cytologiques sur le paludisme. Mitochondries, granules colorables au rouge neutre et appareil de Golgi. *Arch. Inst. Pasteur. Tunis*, 1928.
- CUNHA (G. da). — La méthode des imprégnations argentiques dans l'étude des graines pendant la germination. *C. R. Soc. Biol.*, t. 98, 1928.
- Observations cytologiques sur la germination des graines : vacuome et appareil de Golgi. *Ib.*, t. 98, 1928.
- DANGEARD (P. A.). — Sur les corpuscules métachromatiques des Levures. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, 1916.
- La métachromatine des Mucorinées. *Ib.*, 1916.
- Le chondriome des *Saprolegnia*, sa nature et son rôle. *Ib.*, 1916.
- Nouvelles recherches sur le système vacuolaire. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1916.

- La nature et le rôle du chondriome. *C. R. Ac. Sc.*, 1918.
- Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome. *C. R. Ac. Sc.*, 1919.
- Vacuome, plastidome et sphérome chez *Selaginella Kraussiana*. *C. R. Ac. Sc.*, 1920.
- Mémoire sur la terminologie des éléments cellulaires et son application dans l'étude des Champignons. *Le Botaniste*, 1931.
- Le vacuome chez les Cyanophycées. *C. R. Ac. Sc.*, 1933.
- DANGEARD (P. A.) et DANGEARD (P.). — Recherches sur le vacuome chez les Algues inférieures. *C. R. Ac. Sc.*, 1924.
- DANGEARD (Pierre). — Etudes de biologie cellulaire : évolution du système vacuolaire chez les Végétaux. *Le Botaniste*, 1933.
- Coloration vitale de l'appareil vacuolaire chez les Péridiniens. *C. R. Ac. Sc.*, 1924.
- DREW (A. H.). — Preliminary test on the Holmgren and the Golgi apparatus in Plants. *Journ. of the Royal micr. Society*, 1920.
- DUBOSCQ (O.) et GRASSE (P.). — L'appareil parabasal des Flagellés avec remarques sur le trophosponge, l'appareil de Golgi et le vacuome. *Arch. Zool. exp. et gén., Protist.*, t. XXXVII, 1933.
- DUESBERG (J.). — Plastosomen, apparato reticolare interno und Chromidialapparat. *Ergebnisse d. Anat. u. Entw.*, 20, 1911.
- DUFRENOY (J.). — Modifications cytologiques dans les poils de *Drosera rotundifolia*. *Rev. gén. bot.*, 1929.
- DUNIHME (F. W.). — The vacuome and the neutral red reaction in *Paramecium caudatum*. *Arch. f. Protist.*, 57, 1931.
- EICHHORN (A.). — La mesure du pH cytoplasmique des Végétaux : les méthodes, les résultats. *Bull. Hist. appl. à la Physiol.*, 4, 1927.
- Action des colorants vitaux sur la croissance des racines. *C. R. Soc. Biol.*, t. 103, 1930.
- FEYEL (P.). — Contribution à l'étude des constituants de la cellule rénale chez quelques Invertébrés. *Arch. Anat. micr.*, 24, 1928.
- FREY (A.). — Etude sur les vacuoles à cristaux des Closteries. *Rev. gén. bot.*, 1926.
- GATENBY (J. Bronte). — The cytoplasmic Inclusions of the germ cells. Part. I. Lepidoptera. *Quart. Journ. micr.*, Sér. t. LXII, 1917.
- II. *Helix aspersa*. *Ib.*, vol. LXII, 1917.
- III. The spermatogenesis of some other Pulmonates, *Ib.*, t. LXIII, 1918.
- IV. Notes on the dimorphic spermatozoa of Paludina and the giant germ-nurse cells of *Testacella* and *Helix*. *Ib.*, vol. LXIII, 1919.
- Part. V. The gametogenesis and early development of *Limnaea stagnalis*. *Ib.*, 1919.
- VI. On the origin and probable constitution of the germ-cell determinant of *Apanteles glomeratus*. *Ib.*, t. XIV, 1920.
- VII. The modern technique of cytology. *Ib.*, t. LXIV, 1920.
- The Golgi bodies of plants. *Nature*, t. CXX, 1928.
- Study of Golgi apparatus and vacuolar system of *Cavia*, *Helix* and *Abraxas* by intravital methods. *Proc. Roy. Soc.*, t. CIV, 1929.
- The prozymogen granules (vacuome of R. R. Bensley) in the Pseudotriton pancreas and the modern neutralred cytology. *Amer. Jour. Anat.*, t. XLVIII, 1931.

- GATENBY et WOODGER. — On the Relationship between the Formation of the Yolk and the Mitochondria and Golgi-Apparatus. *Jour. of Roy. Micros. Soc. Londres*, t. 2, 1920.
- The cytoplasmic inclusions of the germs cells. Part. IX. *Quart. Journ. of Micros. Sc.*, t. LXV, p. 265, 1921.
- GAUTHERET (R.). — Sur la présence de lipides dans les vacuoles des plan-  
tules d'Orge. *C. R. Soc. Biol.*, 1934.
- GENAUD (P.). — Recherches sur les échanges d'eau entre cellules de levures  
et solutions salines. *Ann. Phys. Chim. biol.*, t. 6, 1930.
- GENEVOIS (L.). — Sur les échanges d'ions entre sels solubles et sels très peu  
solubles. *Soc. Sc. phys. et nat. Bordeaux*, 1925.
- Coloration vitale et respiration. *Protoplasma*, 1928.
- GICKLHORN (J.). — Ueber vital Kerne-und Plasmafärbung an Pflanzen-  
zellen. *Protoplasma*, t. 2, 1927.
- GOLGI (C.). — Sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux.  
*Arch. ital. de Biol.*, t. XXX, 1899.
- De nouveau sur la structure des cellules nerveuses des ganglions  
spinaux. *Ib.*, t. 31, 1899.
- Ueber die Trophosphonium der Darmepithelzellen. *Anat. Anz.*, t. 21,  
1902.
- Di un metodo per la facile e pronta dimostrazione dell' apparato  
reticolare interno delle cellule nervose. *Boll. Soc. med. Chir. Pavia*,  
1908.
- GRASSE (P. P.) et POISSON (R.). — Nouvelles observations sur la cytologie  
des Euglènes. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXIV, 1933.
- GUILLIERMOND (A.). — Recherches cytologiques sur les Levures. *Thèse doct.*  
*ès Sciences Paris*, 1902 et *Rev. gén. bot.*, 1903.
- Contribution à l'étude de l'épiplasma des Ascomycètes et recherches  
sur les corpuscules métachromatiques. *Ann. Mycol.*, t. I, 1903.
- Les corpuscules métachromatiques ou grains de volutine. *Bull. Inst.*  
*Pasteur*, t. 4, 1906.
- Recherches cytologiques sur la germination des graines de quel-  
ques Graminées et contribution à l'étude des grains d'aleurone.  
*Arch. anat. micr.*, t. 10, 1908.
- A propos des corpuscules métachromatiques ou grains de volutine.  
*Arch. f. Protistenk.*, t. 19, 1910.
- Sur la formation de l'anthocyane au sein des mitochondries. *C. R.*  
*Ac. Sc.*, t. 156, 1913.
- Sur le chondriome des Champignons. A propos des récentes recher-  
ches de M. Dangeard. *C. R. Soc. Biol.*, t. 81, 1918.
- Sur la nature et la signification du chondriome. *C. R. Ac. Sc.*, t. 166, 1918.
- Mitochondries et système vacuolaire. *C. R. Ac. Sc.*, 1918.
- Sur la métachromatine et les composés phénoliques de la cellule  
végétale. *Ib.*, 1918.
- Sur la signification du chondriome. *Rev. gén. bot.*, t. 30, 1918.
- Sur les éléments figurés du cytoplasme. *C. R. Ac. Sc.*, t. 170, 1920.
- Sur l'origine des vacuoles dans les cellules de quelques racines. *C. R.*  
*Soc. Biol.*, t. 83, 1920.
- Nouvelles recherches sur l'appareil vacuolaire chez les Végétaux.  
*C. R. Ac. Sc.*, t. 171, 1920.



- Observations cytologiques sur le cytoplasme d'un *Saprolegnia*. *La Cellule*, t. 30, 1920.
  - Les constituants morphologiques du cytoplasme d'après les récentes recherches de cytologie végétale. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, t. 54, 1921.
  - Sur les éléments figurés du cytoplasme chez les Végétaux : chondriome, appareil vacuolaire et granulations lipoides. *Arch. Biol.*, t. 31, 1921.
  - Nouvelles recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme de la cellule végétale. *Arch. Anat. micr.*, 1924.
  - Recherches sur l'appareil de Golgi et ses relations avec le vacuome. *Arch. Anat. micr.*, 1929.
  - A propos des récentes recherches de M. Bowen sur l'appareil de Golgi. *C. R. Soc. Biol.*, 1928.
  - Nouvelles observations sur l'appareil de Golgi : l'appareil de Golgi chez les Levures. *C. R. Ac. Sc.*, t. 188, 1929.
  - A propos de l'appareil de Golgi dans les cellules végétales. *C. R. Soc. Biol.*, t. 101, 1929.
  - Quelques remarques sur l'appareil de Golgi et les méthodes employées pour sa différenciation. *Arch. anat. micr.*, t. 25, 1929.
  - Culture d'un *Saprolegnia* en milieu additionné de colorants vitaux. Valeur de la coloration vitale. *Bull. Hist. appl. à la Physiol.*, 1930.
  - Le vacuome des cellules végétales. *Protoplasma*, 1929.
  - Sur la toxicité des colorants vitaux. *C. R. Soc. Biol.*, 1930.
  - Recherches sur les caractères microchimiques et le mode de formation des pigments anthocyaniques. *Rev. gén. Bot.*, 1933.
  - Sur certaines particularités cytologiques d'un *Saprolegnia*. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXVI, 1934.
- GUILLIERMOND (A.), DUFRENOY (J.) et LABROUSSE. — Germination des graines de Tabac en milieu additionné de rouge neutre et coloration vitale de leur vacuome pendant la croissance. *C. R. Ac. Sc.*, 1932.
- GUILLIERMOND (A.) et MANGENOT (G.). — Sur la signification des canalicules de Holmgren. *C. R. A. Sc.*, t. 174, 1922.
- Sur la signification de l'appareil de Golgi. *C. R. Ac. Sc.*, t. 174, 1922.
- GUILLIERMOND, MANGENOT et PLANTEFOL. — *Traité de Cytologie végétale*. Le François, édit., Paris, 1933.
- GUILLIERMOND et OBATON. — Sur l'action du pH sur la coloration vitale des cellules végétales. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXVI, 1934.
- HALL (R. P.). — Reaction of certain cytoplasmic inclusions to vital dyes and their relation to mitochondria and Golgi apparatus in the Flagellate *Peranema trichoporum*. *Journ. of Morph. and Phys.*, t. 48, 1929.
- Cytoplasmic inclusions of *Trichamoeba* and their reaction to vital dyes and to osmic and silver impregnation. *Id.*, XLIX, 1930.
  - Osmiophilic inclusions similar to Golgi apparatus in the Flagellates *Chromilina*, *Chilomonas* and *Astasia*. *Arch. f. Protistenk.*, t. 69, 1930.
  - Cytoplasmic inclusions of *Menoidium* and *Euglena* with special reference to the vacuome and « Golgi apparatus » of euglenoid flagellates. *Ann. de Protistol.* vol. II, 1931.
  - Vacuome and Golgi apparatus in the Ciliate *Stylonichia*. *Zeitsch. f. Zellforsch. u. mik. Anat.*, t. 16, 1931.

- HALL (R. P.) et ALVEY (C. H.). — The vacuome and so called canalicular system of *Colpodium*. *Trans. of the Amer. Micr. Soc.*, t. LII, 1933.
- HALL (R. P.) et DUNLHE (F. W.). — On the vacuome and food vacuoles in *Vorticella*. *Trans. of the Amer. micr. Soc.*, t. LI, 1932.
- HENNEGUY (L. F.). — La vie cellulaire. Collec. Payot, 1923.
- HIBBARD (H.). — Contribution à l'étude de l'ovogenèse, de la fécondation et de l'histogenèse chez *Discoglossus pictus*. *Arch. de Biol.*, t. 38, 1928.
- HIRSCHLER (J.). — Ueber die Plasmastrutturen (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) in den Tunicaten, Spongien und Protozoenzellen. *Anat. Anz.*, t. XLVII, 1914.
- Ueber die Plasmakomponenten (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) der weiblichen Geschlechtzellen. *Arch. f. Mikr. Anat.*, t. LXXXIX, 1916.
  - Ueber den Golgischen Apparat embryonaler Zellen. *Ib.*, t. XCI, 1918.
  - Studien über die sich mit Osmium schwarzen Plasmakomponenten. *Zeitsch. f. Zellforsch. und mikrosk. Anat.*, t. V, 1927.
  - Sur une certaine ressemblance entre le noyau cellulaire, l'appareil de Golgi et les mitochondries. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIII, 1925.
  - Appareil de Golgi. Vacuome au cours de la spermatogenèse chez *Macrothylalia rubi*. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCVIII, 1928.
  - Relations topographiques entre l'appareil de Golgi et le vacuome au cours de la spermatogenèse chez *Phalera bucephala* L. et *Dasychira selenitica*. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCVII, 1928.
  - Sur la relation entre le noyau et les composants plasmatiques (appareil de Golgi, vacuome) dans les spermatocytes des Lépidoptères. *C. R. Soc. Biol.*, t. 101, 1929.
  - Sur la relation entre le noyau et les composants plasmatiques (appareil de Golgi) dans les spermatocytes de *Palomena viridissima* Poda. *Ib.*, 1929.
  - Sur un appareil de Golgi primaire et secondaire dans les spermatides de *Palomena viridissima*. *Ib.*, 1929.
  - Neue Versuche Flagellaten-Organellen (Achsenstäbe, Parabasalia, Paracentrosome) mit gewissen Bestandteilen der Metazoen-Zellen zu vergleichen, wie auch Angaben über das sog. Fusom. *Ztschr. Zellf. f. mikr. Anat.*, t. 15, 1932.
- HIRSCHLER et HIRSCHROWA. — L'appareil de Golgi et le vacuome dans une certaine catégorie de cellules somatiques chez la Larve de *Phryganea grandis*. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCVIII, 1928.
- HOLMGREN. — Ueber die Trophospongium der Nervenzellen. *Anat. Anz.*, t. 24, 1904.
- Beiträge zur Morphologie der Zelle. *Anat. Hefte*, t. 18, 1904.
  - Trophospongium und Apparato reticolare der spinalen Ganglienzellen. *Anat. Anz.*, t. XLVI, 1914.
- HOMÈS (M.). — Modifications cytoïgiques au cours du fonctionnement des organes sécréteurs chez *Drosera*. *Bull. Ac. Roy. Belg.*, 1929.
- Contribution à la cytologie des plantes carnivores. Le vacuome au cours de la digestion dans les tentacules de *Drosera rotundifolia*. *C. R. Soc. Biol.*, t. 101, 1929.
  - La question des plantes carnivores, principalement au point de vue cytologique. *Bull. Soc. Roy. de Belg.*, t. 61, 1929.

- HOSSELET (C.). — Chondriosomes et appareil de Golgi dans les glandes séri-  
cigènes des Phryganides. *C. R. Soc. Biol.*, t. 101, 1929.
- Contribution à l'étude du chondriome chez les Insectes (Culicides  
Phryganides). *Arch. Zool. exp. et gén.*, t. 73, 1931.
- HUREL-PY (M<sup>me</sup>). — Sur la possibilité de déshydrater les vacuoles du pol-  
len de *Nicotiana Alata*. *C. R. Ac. Sc.*, t. 197, 1933.
- Recherches sur les conditions du pH nécessaires pour obtenir la ger-  
mination des grains de pollen et la coloration vitale de leurs  
vacuoles. *C. R. Ac. Sc.*, t. 198, 1934.
- IRWIN. — On the ration of the dye penetrating the vacuoles of *Valonia* from  
solution of methylen blue. *Journ. gen. Physiol.*, 1927.
- The effects of acetate buffer mixture acid and sodium acetate on the  
protoplasm, as influencing the rate of penetration of cresyl blue  
into the vacuole of *Nitella*. *Journ. of Physiol.*, 1927.
- JOYET-LAVERGNE (Ph.). — Recherches sur le cytoplasme des Sporozoaires.  
*Arch. Anat. micr.*, 1926.
- Sur la coloration vitale au rouge neutre des éléments de Golgi dans les  
Grégarines. *C. R. Soc. Biol.*, t. XXI, 1926.
- KEDROWSKI (B.). — Vitalfärbungen. *Protoplasma*, t. 13, 1931.
- Ueber die Natur des Vakuoms. *Zts. Zellf. u. mikr. Anat.*, t. 15, 1932.
- KING (S. D.). — The Golgi apparatus of Protozoa. *Journ. r. microsc. Soc.*;  
t. XLVII, 1927.
- KING (S.) et GATENBY (J. Br.). — The Golgi bodies of Coccidian. *Quart.*  
*Journ. micr. Soc.*, t. LXVII, 1925.
- KIRBY (H.). — The parabasal body in Trichomonad Flagellate. *Trans. Am.*  
*micr. Soc.*, t. L, 1930.
- The structure and reproduction of the parasome or parabasal body  
in Trychomonad flagellates. 28<sup>th</sup> Congr. amer. Soc. Zool., 1930.
- KOPSCH (F.). — Das Binnengerüst, Endopegma, in den Zellen der Tränen-  
drüse des Menschen und der Epidermis der Cyclostomen. *Ztschr. f.*  
*d. ges. Anat.*, t. LXXVI, 1925.
- Binnengerüst, Endopegma. *Enzykl. d. mikrosk. Technik*, t. I, 1926.
- KPJUKOWA (Z.). — Observations cytologiques sur les glandes salivaires de  
la larve du Chironome. *Arch. Russes Anat. Hist. Embryol.*, t. VIII,  
1929.
- KUSTER (E.). — Ueber Protoplasmatentakeln und Vakuomzerklüftung. *Ber.*  
*d. d. bot. Gess.*, t. L, 1932.
- LÖWSCHIN. — Zur Frage über die Bildung der Anthocyan in Blättern der  
*Rosa*. *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1914.
- LUELMO. — Algunas observaciones sobre el aparato de Golgi en la plan-  
tula del Garbazo. *Bot. R. Soc. Esp. Hist. nat.* Madrid, 1923.
- LUMIÈRE (A.). — Colloïdes et micelloïdes. Maloine, édit. Paris, 1933.
- LWOFF (A. et L.). — Remarques sur l'appareil parabasal. *Bull. Biol. Fr. et*  
*Belg.*, t. 45, 1931.
- MANGENOT (G.). — Recherches sur les constituants morphologiques du  
cytoplasme des Algues. *Arch. morph. gén. et exp.*, 1922.
- Sur la présence de vacuoles spécialisées dans les cellules de certains  
Végétaux. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCVII, 1927.
- Sur les phénomènes de fragmentation vacuolaire dits « d'agrégation ».  
*Arch. Anat. micr.*, 1929.

- A propos de la communication de M. Defer relative aux grains de fucosane. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 77, 1930.
- Données morphologiques sur la matière vivante. Guillon, éd., Paris, 1930.
- Action des colorants vitaux sur le plasmode de *Fuligo septica*. *C. R. Soc. biol.*, t. CX, 1932.
- Nouvelles observations concernant l'action des colorants vitaux sur les plasmodes de *Fuligo septica*. *Ibid.*, t. CXIII, 1933.
- MEYER (Arthur). — Orientierende Untersuchungen über Verbreitung und Chemie des Volutins. *Bot. Ztg.*, 1904.
- Die Allinante. Zugleich eine Antwort auf die Darstellung von Guilliermond. *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1916.
- MILOVIDOV (P.). — Einfluss der Zentrifugierung auf das Vakuom. *Protoplasma*, 1930.
- MIRANDE (M.). — Observations sur le vivant de la formation cytologique de l'anthocyane. *C. R. Ac. Sc.*, 1916.
- Sur la métachromatine des Characées. *C. R. Ac. Soc.*, 1918.
- Sur les stérinoplastes et la phytostérine des bulbes de Lis blanc. *Ass. anat. Lyon*, 1923.
- Sur la phytostérine des écailles dans les espèces du genre *Lilium*. *C. R. Ac. Sc.*, 1925.
- MÖLLENDORF (von). — Zur Morphologie der vitalen Granulafärbung. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1918.
- Vitalfärbung an tierischen Zellen. *Ergebnisse der Physiol.*, 1920.
- MOREAU (F.). — L'origine et la transformation des produits anthocyaniques. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1914.
- MORELLE (J.). — Les constituants du cytoplasme dans le pancréas. *La Cellule*, t. 37, 1925.
- Remarques sur la structure et le fonctionnement de l'appareil de Golgi. *Ann. Soc. Sc. Bruxelles, Sc. Méd.*, t. 157, 1927.
- NASSONOV (D.). — Recherches cytologiques sur les cellules végétales. *Arch. Russes d'Anat. Hist. et Embryol.*, t. 2, 1918.
- Der Exkretionsapparat der Protozoa als Holmgren-Golgischen Apparatus der Metazoozellen. *Arch. micr. Anat.*, 1924.
- Das Golgische Binnennetz und seine Beziehung zu der Sekretion. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, t. XCVII et C, 1923-1924.
- Die Tätigkeit des Golgischen-Apparates in den Epithelzellen des Epididymis. *Ztschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat.*, t. IV, 1926.
- Zur Frage ueber den Bau und die Bedeutung des lipoiden Excretionsapparates bei Protozoa. *Ztschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat.*, t. II, 1925.
- Die physiologische Bedeutung des Golgi-Apparats im Lichte der Vitalfärbungsmethode. *Ib.*, t. III, 1926.
- NASSONOVA (S.). — Der Golgi apparatus in einigen somatischen Hirudinen Zellen. *Arch. Rus. Anat. Hist. Embr.*, t. 6, 1927.
- NATH (V.). — A demonstration of the vacuome and the Golgi apparatus as independent cytoplasmic components in the fresh eggs of Frog. *Zeitsch. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.*, t. 13, 1931.
- NIGRELLI (R.). — On the cytology and life-history of *Trypanosoma diemyctyli* and the polynuclear count of infected Newts (*Triturus viridescens*). *Trans. Am. Micr. Soc.*, t. XLVIII, 1929.

- NIGRELLI (R.) et HALL (R.). — Osmiophilic and neutral-red-stainable inclusions of *Arcella*. *Trans. Am. Micr. Soc.*, t. XLVIII, 1930.
- NOUVEL (H.). — Recherches sur la cytologie, la physiologie et la biologie des Dycyémides. *Thèse Sorbonne*, 1933 (Doct. ès sc.).
- PARAT (M.). — Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme. *Arch. anat. micr.*, t. XXIV, 1928.
- Evolution phylo et ontogénétique du vacuome, du chondriome actif et du « système » ou de la « zone de Golgi » de la cellule animale. *Assoc. Anat.*, 25<sup>e</sup> réunion Amsterdam, 1930.
- PARAT (M. et Marguerite). — Essai d'analyse histochimique et morphologique de la zone de Golgi. *Arch. anat. micr.*, t. 26, 1930.
- PARAT (M.) et PAINLEVÉ (J.). — Observation vitale d'une cellule glandulaire en activité. Nature et rôle de l'appareil réticulaire interne de Golgi et de l'appareil de Holmgren. *C. R. Ac. Sc.*, 1924.
- Appareil réticulaire interne de Golgi, trophosponge de Holmgren et vacuome. *Ib.*, 1924.
- Mise en évidence du vacuome (appareil réticulaire de Golgi) et du chondriome par la coloration vitale. *Bull. hist. appl. à la Physiol.*, 1925.
- Sur l'exacte concordance des caractères du vacuome et de l'appareil de Golgi. *C. R. Ac. Sc.*, 1925.
- PATTEN (R. M.), SCOTT (R.) et GATENBY (Br.). — The cytoplasmic inclusions of certain plant cells. *Quart. Journ. microsc. Sc.*, 72, 1928.
- PENSA (A.). — La cellule cartilagineuse. *C. R. Ass. Anat. Lausanne*, 1913.
- Fatti e considerazioni a proposito di alcune formazioni endocellulari dei vegetali. *Mem. d. R. Ist. Lombardo d. Sc. e. Let.*, 1917.
- Osservazioni di morfologia e biologia cellulare. *Monit. Zool. Ital.*, t. XXX, 1919.
- Osservazioni e considerazioni sulla struttura della cellula. *Boll. della Soc. Lett. e Sc. di Parma*, t. XIII, 1920.
- Les questions les plus discutées sur le cytoplasme des Végétaux. *C. R. Anat. Réun. de Turin*, 1925.
- PERRONCITO (A.). — Contribution à l'étude de la biologie cellulaire. *Arch. It. biol.*, t. LIV, 1910.
- PFEFFER (W.). — Kritische Besprechung von de Vries plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. *Bot. Zeitsch.*, 1888.
- Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen. *Bot. Zeitsch.*, 1886.
- Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen, nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgängen. *Abh. math. Phys. Kgl. Sächs. Ges. Wiss.*, 1890.
- POLICARD (A.). — Recherches cytologiques et histophysiologiques sur les cellules sarcomateuses observées dans les explantations « in vitro ». *Bull. Hist. appl. à la physiol.*, 1926.
- POLITIS (I.). — Sur la formation d'un glucoside (saponarine) au sein des mitochondries. *C. R. Ac. Sc.*, 1928.
- POISSON (R.) et MANGENOT (G.). — Sur une Vampyrelle s'attaquant aux Clostéries. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXIII, 1933.
- PRENANT (M.). — Etudes histologiques sur les peroxydases animales. *Arch. Morph. gén. et exp.*, t. 18, 1914.

- PUYMALY (de). — Recherches sur les Algues vertes aériennes. *Thèse Doct. ès Sc. Sorbonne*, 1925.
- QUINTANILHA. — O problema das plantas carnivoras. Estudo citofisiologico da digestao no *Drosophyllum lusitanicum*. *Boll. da Soc. Broter.*, 2<sup>e</sup> sér., 4, 1926.
- RENAUT (J.). — Les cellules connectives rhagiocrines. *Arch. Anat. micr.*, 1908.
- REILHES. — Sur la constitution chimique des concrétions lipidiques (stérinoplastes de Miraade) des cellules épidermiques des écailles du bulbe de *Lilium candidum*. *C. R. Soc. Biol.*, t. CXV, 1934.
- RUMJANTZEW (A.). — Cytologische Studien an den Gewebekulturen « in vitro ». *Arch. f. exp. Zellf.*, t. XXX, 1927 et t. VI, 1928.
- RUMJANTZEW et KEDROWSKY. — Untersuchungen über Vitalfärbung einiger Protisten. *Protoplasma*, 1926.
- SANCHEZ y SANCHEZ. — Contribucion al estudio del aparato reticular de Golgi de la células vegetales. *Bol. de R. Soc. Esp. d'Hist. Nat. Madrid*, 1922.
- Sur la nature et la fonction de l'appareil réticulaire de Golgi. *C. R. Ac. Sc.*, 1922.
- Contribucion al estudio histofisiologico del tegumento de la semillas. *Bot. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 1923.
- SCOTT (F. M.). — The occurrence of Golgi apparatus in the seedling of *Vicia Faba*. *Amer. Journ. Bot.*, t. 16, 1929.
- SKUPIENSKI (F. X.). — Sur la coloration vitale de *Didymium nigripes*. *Acta Soc. Bot. Poloniae*, t. 6, 1929.
- SJOVALL. — Ein Versuch das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermatogenese und Oogenese zu homologisieren. *Anat. Anz.*, t. 28, 1906.
- THOMAS (R.). — Recherches cytologiques sur le tapis staminal et sur les éléments polliniques des Angiospermes. *Thèse Doct. Pharm. Paris*, 1931.
- TUZET (M<sup>lle</sup>). — Recherches sur la spermatogenèse des Prosobranches. *Arch. Zool. exp. et gén.*, t. LXX, 1930.
- Recherches sur l'histophysiologie des Eponges : *Reniera elegans* et *R. simulans*. *Arch. Zool. exp. et gén.*, t. 74, 1932.
- Une Grégarine parasite de *Bythinia tentaculata*, *Gonospora Dubosequi* (Appareil de Golgi, Mitochondries, Vacuome). *Arch. Zool. exp.*, t. LXX, 1931.
- VOINOV (D.). — Les parasomes sont des ergastoblastes (dictyosomes). *C. R. Soc. Biol.*, 1918.
- Deux constituants cellulaires : l'appareil de Golgi et les dictyosomes. *C. R. Soc. Biol.*, t. 90, 1924.
- Le vacuome et l'appareil de Golgi dans les cellules génitales mâles de *Notonecta glauca*. *Arch. Zool. exp.*, t. LXVIII, 1927.
- VOINOV (D.) et ATHANASIM (M.). — Les dictyosomes (ergastoblastes) dans les cellules nerveuses. *C. R. Soc. Biol.*, 1928.
- Les parasomes sont-ils des ergastoblastes ? *Ib.*, t. 99, 1928.
- Les dictyosomes dans la cellule nerveuse. *Ib.*, t. 99, 1928.
- VOLKONSKY (M.). — Constituants cytoplasmiques du *Polytoma uvella*. *C. R. Soc. Biol.*, 1929.

- Digestions intracellulaires et accumulation des colorants acides. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, t. LXVII, 1933.
- VRIES (Hugo de). — Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 16, 1885.
- WEIER (T. E.). — A study of the moss plastid after fixation by mitochondrial osmium and silver techniques. I The plastid during sporogenesis in *Polytrichum commune*. *La Cellule*, t. XL, 1931.
- A Comparison of the plastid with the Golgizone. *Biol. Bull.*, t. LXII, 1932.
- The structure of the Bryophyte plastid with reference to the Golgizone. *Am. Journ. of Bot.*, t. XIX, 1932.]
- WEINER (P.). — Vitale Beobachtungen über den Golgi Apparat bei der Oogenese der Regenwürmer *Allobophora calliginosa* und *Eisenia rosea*. *Zeits. mikr. Anat. Forsch.*, t. XX, 1930.
- WENT (F. A. F. C.). — Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 19, 1888.
- Die Vakuolen in den Fortzppflanzungszellen der Algen. *Bot. Ztg.*, 1899. *Bot. Cent.*, t. 67, 1888.
- WILSON (Ed. B.). — The Cell in development and heredity. Mac Millan, éd. New-York, 1925.
- ZAWARZIN (A.). — Der Parallelismus der Strukturen als ein Grundprinzip der Morphologie. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. CXXIV, 1925.
- ZIRKLE (C.). — Vacuoles in primary meristems. *Ztschr. Zellf. u. mikr. Anat.*, t. 16, 1932.
- ZWEIBAUM (J.) et ELKNER. — Sur le système vacuolaire dans les éléments cellulaires des tissus conjonctifs cultivés « in vitro ». *Arch. exp. Zellf.*, t. 3, 1926.
- Les structures cytoplasmiques et l'appareil de Golgi dans les cellules cultivées « in vitro ». *Arch. f. Zellf.*, t. X, 1929.



## TABLE DES MATIÈRES

---

	Pages
INTRODUCTION .....	3
I. — LE SYSTÈME VACUOLAIRE OU VACUOME .....	5
Les vacuoles des cellules végétales .....	5
Présence de substances colloïdales dans le suc vacuolaire et colo- ration vitale des vacuoles .....	6
Action des colorants vitaux sur les cellules. Valeur de la colora- tion vitale .....	10
Evolution du système vacuolaire .....	17
Caractères différentiels des vacuoles chondriosomiformes et les chondriosomes .....	30
Caractères physiques des vacuoles .....	33
Nature chimique des colloïdes vacuolaires .....	37
Formation des grains d'aleurone .....	38
Réversibilité de formes du système vacuolaire .....	40
Origine des vacuoles .....	46
Vacuoles spécialisées .....	51
Les vacuoles dans les cellules animales .....	58
II. — L'APPAREIL DE GOLGI ET LES CANALICULES DE HOLMGREN DANS LEURS RAPPORTS SUR LE SYSTÈME VACUOLAIRE .....	63
Caractères généraux de l'appareil de Golgi .....	63
Les canalicules de Holmgren .....	65
Relations du système vacuolaire avec les appareils de Golgi et de Holmgren .....	66
Interprétation de l'appareil de Golgi dans les cellules animales ..	75
III. — HYPOTHÈSES CONCERNANT LE RÔLE DU SYSTÈME VACUOLAIRE .....	83
Hypothèse de H. Devaux .....	85
IV. — IDÉE DE LA STRUCTURE DU CYTOPLASME ET CONCLUSIONS .....	87
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE .....	96





---

702. — Imprimerie Jouve et Cie, 15, rue Racine, Paris. — 10-1934.

---